

Oekologie und Breeding System bei *Poa alpina* L.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

MARIA APOLLONIA BACHMANN

von Amden SG

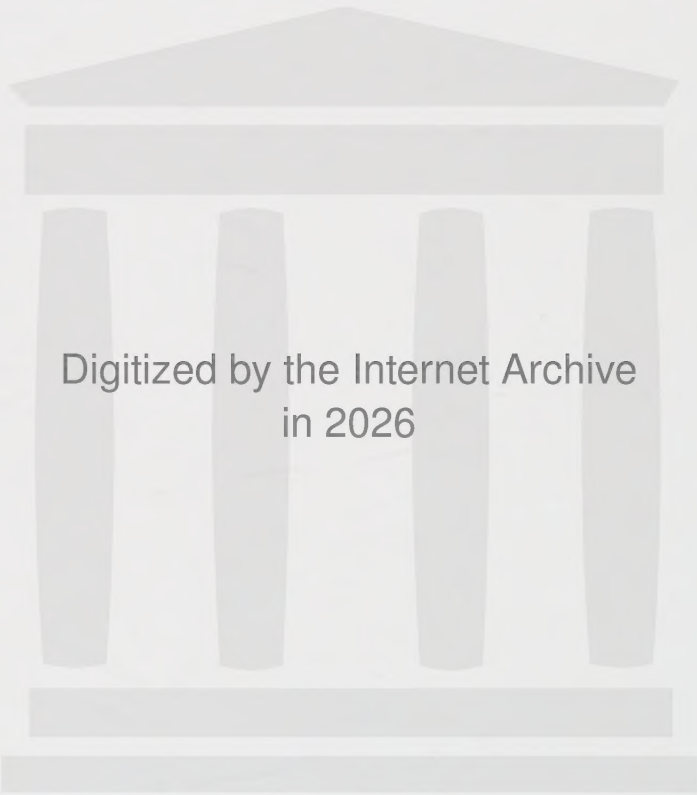
begutachtet von

Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook



Juris Druck + Verlag Zürich

1980



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Oekologie und Breeding System bei *Poa alpina* L.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

MARIA APOLLONIA BACHMANN
von Amden SG

begutachtet von

Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook



Juris Druck + Verlag Zürich
1980

Oekologie und Breeding System bei Ficus sphenoloba

IMMUTABILIS

IMMUTABILIS

IMMUTABILIS



ISBN 3 260 04783 2



"Forschung ist weniger eine olympische Disziplin im Wettlauf der Nationen als ein demütiges Nachzeichnen der grossen Muster des Kosmos, die uns - jenseits aller Wünsche und Erwartungen - im bescheidenen Lauschen offenbart werden."

J. Illies

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. EINLEITUNG	7
2. OEKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN	12
2.1. Einleitung	12
2.2. Verpflanzungsexperimente an Wildstandorten	12
2.2.1. Material und Methode	12
2.2.2. Einzelne Blöcke	13
2.2.3. Verpflanzungskombinationen	18
2.2.4. Begleitflora	23
2.2.5. Zusammenfassung der Ergebnisse	28
2.2.6. Diskussion	30
2.3. Verpflanzungsexperimente zwischen Garten und Wildstandorten	33
2.3.1. Material und Methode	33
2.3.2. Uebersicht	33
2.3.3. Wildstandorte	33
2.3.4. Einzelne Kombinationen	33
2.3.5. Zeitpunkt der Bulbillenbildung	47
2.3.6. Reproduktion bei den Versuchsanordnungen	47
2.3.7. Zusammenfassung der Ergebnisse	49
2.3.8. Diskussion	52
3. CHASMOGAME BLUETEN UND BULBILLEN	54
3.1. Untersuchungen an chasmogamen Blüten	54
3.1.1. Material und Methode	54
3.1.2. Einzelne Aehrchen	54
3.1.3. Einzelne Rispe	54
3.1.4. Beobachtungen und Ergebnisse	56
3.1.5. Diskussion	57

3.2. Selbst- und Fremdbestäubung, Selbstinkompatibilität	57
3.2.1. Selbstbestäubung	57
3.2.2. Fremdbestäubung	58
3.2.3. Selbstinkompatibilität	59
3.2.4. Zusammenfassung der Ergebnisse	60
3.2.5. Diskussion	61
3.3. Bildung von Blüten und Bulbillen	62
3.3.1. In Kultur	62
3.3.2. An Wildstandorten	65
3.3.3. Zusammenfassung der Ergebnisse	65
3.3.4. Diskussion	66
3.4. Einwachungsmechanismus bei Bulbillen	67
3.4.1. Material und Methode	67
3.4.2. Resultate	67
3.4.3. Beobachtungen und Ergebnisse	67
3.4.4. Schlussfolgerungen und Diskussion	69
3.5. Auffallende Erscheinungen bei Bulbillen	71
3.5.1. Bildung von Adventivwurzeln	71
3.5.2. Aehrchen mit zwei Bulbillen	75
3.5.3. Zusammenfassung	76
3.5.4. Diskussion	76
4. MISCHFORMEN	77
4.1. Einleitung	77
4.2. Material und Methode	77
4.3. Rispen mit einzelnen Bulbillen	77
4.3.1. Rah-Generationen	77
4.3.2. Weitere Stöcke mit Einzelbulbillen	95
4.4. Rispen mit mehreren Bulbillen	97
4.4.1. Erste Serie und ihre Nachkommen	97
4.4.2. Zweite Serie und ihre Nachkommen	103
4.5. Untersuchungen an Material von Wildstandorten	113
4.5.1. Einzelne Rispe	113

4.5.2. Grösseres Areal im Lawinenschutzgebiet	114
4.5.3. Populationen im Mattstockgebiet	122
4.6. Diskussion	131
5. UMSCHLÄGE	138
5.1. Temperatur	138
5.1.1. Einleitung	138
5.1.2. Material und Methode	138
5.1.3. Zusammenfassung	138
5.2. Photoperiodizität	139
5.2.1. Einleitung	139
5.2.2. Versuchsserien	139
5.2.3. Zusammenfassung	141
5.3. Umschläge durch Schock	142
5.3.1. Grialetsch-Population	142
5.3.2. Vegetationspunkte bei Bulbillen	146
5.4. Diskussion	146
5.4.1. Licht und Temperatur in Wechselwirkung	146
5.4.2. Umschläge durch Schock	149
5.4.3. Zusammenfassung	150
5.4.4. Interpretation	151
6. ZYTOLOGISCH-EMBRYOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN	154
6.1. Mikrotomschnitte	154
6.1.1. Bulbillen	154
6.1.2. Bulbillen und chasmogame Blüten im Vergleich	157
6.2. Quetschpräparate	165
6.2.1. Untersuchungen an Pollenkörnern	165
6.2.2. Untersuchungen an Wurzelspitzen	169
6.2.3. Wichtige Literaturangaben	169
6.2.4. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse	171
6.3. Diskussion	176
7. SCHLUSSDISKUSSION	180
8. ZUSAMMENFASSUNG	192
9. LITERATURVERZEICHNIS	195

1. EINLEITUNG

Poa alpina L. ist eine alte Glazialpflanze, die nach Schroeter (1926) aus dem Norden in die Alpen eingewandert ist und als düngerliebende Pflanze durch Mensch und Tier verbreitet wurde. Sie wächst zirkumpolar/zirkumboreal auf der nördlichen Hemisphäre bis 81°40' nördlicher Breite. Von der kollinen bis zur nivalen Höhenstufe der meisten Gebirge ist sie gefunden worden. Längs der Bäche und Flüsse steigt sie auch bis tief in die Ebene hinab. Des Fett- und Proteingehaltes wegen gehört das Gras in der Schweiz zu den besten Futterpflanzen auf Bergwiesen, Alpenmatten und Viehständen. Auf humosen Berggraten, Geröll- und Schutthalden, Alluvionen, Mauern, am Rande von Alpenwegen und -strassen, seltener auf Magerwiesen und Wildheuplanggen, ist es ein ausdauernder Rasenbildner. Als Pionierpflanze steigt es auf Schutthalden und Felsabsätzen, auf Kalk- und Urgestein bis auf die höchsten Berggipfel. Allein im Schweizer Gebiet weisen die vielen lokalen Bezeichnungen auf die landwirtschaftliche Bedeutung hin: Hälm-, Wild-, Gämsch-, Adel-, Stoffelgras, Heuschmäälä, Ritsch, Romeie, Fätsch und andere mehr.

Das Gras ist als vielgestaltige Art bekannt (Müntzing 1954). Mit dieser Tatsache habe ich mich im Rahmen einer Diplomarbeit auseinandergesetzt. Anhand von Populationsstudien habe ich die bemerkenswerte Variabilität dieser Art im Mattstockgebiet in Amden, Kt. St. Gallen, untersucht. Die wichtigsten Ergebnisse möchte ich hier kurz zusammenfassen. Die bulbillenbildenden Pflanzen sind durchgehend anspruchsloser und anpassungsfähiger an die Umgebung als die chasmogamen Pflanzen, das heisst, jene, die Blüten und Samen erzeugen. In der Begleitflora tritt die Familie der Papilionaceae, darunter Trifolium pratense L. am häufigsten auf. Dieser Klee trägt als Pionierpflanze zur Bodenverbesserung bei, die dem Gras zugute kommt. Im allgemeinen sind hemikryptophytische Stauden mit P. alpina vergesellschaftet. Im Verlaufe der Zeit macht sich eine nur geringfügige Veränderung in der Verteilung der Arten bemerkbar. Die morphologische Variabilität, bei den vegetativen Pflanzenteilen ausgeprägt, ist bei hochgelegenen Populationen auffallend gross. An der unteren oekologischen Grenze, die durch den Einfluss der angrenzenden Fettwiesen bestimmt wird, wächst eine mehr oder weniger

einheitliche Standardform des Grases. Die obere Vegetationsgrenze des Untersuchungsgebietes ist mit der allgemeinen oekologischen Grenze nicht identisch. Sie wird durch die Meereshöhe des Mattstockgebietes beschränkt und liegt auf rund 2000 m ü. M., während der höchstgelegene Standort der Schweiz mit 4150 m ü. M. am Rimpfischhorn im Wallis angegeben wird. Die chasmogamen Pflanzen treten im untersuchten Areal in höheren Lagen auf und bedingen zum Teil die stärkere Variabilität. Durch die sexuelle Fortpflanzung ist eine grössere Auswahl an Genotypen sichergestellt, da das Erbgut neu kombiniert werden kann, während aus Bulbillen genotypisch identische Nachkommen hervorgehen, die jedoch phänotypisch recht plastisch sein können.

Vivipare Gräser waren schon zur Zeit Linnés bekannt, unter anderen auch P. alpina var. vivipara. In Wirklichkeit handelt es sich bei dieser Pflanze um Pseudoviviparie, die Hubbard (1973) Vergrünung nennt. Daneben weist das Gras zwei weitere Reproduktionsmöglichkeiten auf: Sexuelle und apomiktische, letztere verbunden mit Pseudogamie und diplosporer Embryosackbildung (Håkansson 1943, Nygren 1954, Rutishauser 1969). Die pseudoviviparen Formen sind den übrigen Formen sehr ähnlich, von denen sie wahrscheinlich abstammen. Sie werden üblicherweise mit diesen zusammen als "formae" klassifiziert (Davis und Heywood 1963). Die Apomikten von P. alpina befinden sich nach Nygren (1954) und Davis und Heywood (1963) in einem aktiven Zustand der Evolution. Umschläge in einer Richtung sind experimentell belegt. Bulbillenbildende Pflanzen haben bei Beeinflussung durch den jahreszeitlichen Licht- und Temperaturwechsel chasmogame Blüten ausgebildet (Schwarzenbach 1956). Eine Umschlagsmöglichkeit in umgekehrter Richtung wird vermutet, konnte jedoch bis anhin nicht bewiesen werden (Zollikofer 1939). Das "breeding-system" der Pflanze ist recht vielfältig. Dafür sprechen die karyologischen Resultate. Anhand von Untersuchungen an Chromosomen wurden neben Diploidie und Polyploidie häufige Aberrationen festgestellt, so Aneuploidie, Multivalenten, B-Chromosomen, reduzierter und nicht reduzierter Pollen (Müntzing 1940 und 1960, Åkerberg 1943, Gustafsson 1946, Nygren 1950a, Skalińska 1951, Åkerberg und Binge-fors 1953, Löve und Ritchie 1966 und andere). Die bulbillenbildenden Pflanzen sind polyploid und zugleich intraspezifische Bastarde (Rutishauser 1967). Die Chasmogamen dagegen sind diploid (Clausen 1961), haben oft Reliktcharakter (Fagerlind 1944) und stellen die älteste

Form dar (Skalinska 1951). Die genetische Grundlage der Viviparie ist unbekannt (Nygren 1954). Nach Stebler und Schroeter existiert auch eine Zwischenform, die in derselben Rispe fruchttragende und vivipare Aehrchen hervorbringt.

Wie diese Ausführungen zeigen, ist das Alpenrispengras in Struktur und Funktion sehr variabel, weist phäno- und genotypisch ausserordentlich viele Spezialisierungen auf, die nur teilweise erforscht sind. Das Ziel dieser Arbeit besteht darin, in experimenteller Hinsicht Wissenslücken im "breeding-system" zu schliessen. Um Umschläge von chasmogam nach bulbillenbildend zu bewirken, werden grössere Versuchsserien an natürlichen Standorten im Mattstockgebiet und in Kultur im Botanischen Garten in Zürich angesetzt. Die Umweltfaktoren werden unterschiedlich verändert und über mehrere Vegetationsperioden Kontrollen durchgeführt. Bulbillen, die sich vereinzelt an chasmogamen Pflanzen ausgebildet haben, werden über mehrere Generationen weitergezüchtet, um das Phänomen der Viviparie genauer bearbeiten zu können. Ueber die evolutionen Zusammenhänge der Fortpflanzung zwischen den einzelnen Phänodemen liegen Hypothesen vor. Es wird versucht, einige Aufschlüsse darüber zu erhalten und Beweismaterial zu erbringen, die die Hypothesen bestätigen oder widerlegen. Zu diesem Zwecke werden morphologische, anatomische und zytologisch-embryologische Untersuchungen an Blüten und Bulbillen durchgeführt.

Terminologie

- Apomixis ist asexuelle Samenentwicklung, die nicht mit Kernphasenwechsel, Kern- oder Zellverschmelzungen derjenigen Zellen verbunden ist, die sich zum neuen Sporophyten entwickeln. Sie umfasst Apomeiose und Parthenogenese und ist eine Analogie zur vegetativen Fortpflanzung, die sie ausschliesst (Battaglia 1963, Rutishauser 1969).
- Apomeiose ist fehlende Meiose. Die Embryosäcke entstehen diplospor oder apospor. Der Generationswechsel geht nicht mit dem Kernphasenwechsel einher.
- Diplosporie ist dann vorhanden, wenn unreduzierte Embryosäcke aus Archeporzellen hervorgehen, während sie bei Aposporie aus vegetativen Zellen der Samenanlagen, aus aposporen Initialen gebildet werden, die diplospor sind.

- Pseudogamie ist bei den Apomikten des Alpenrispengrases nachgewiesen. Die Befruchtung der Eizelle fällt aus, jene der Polkerne bleibt erhalten, das heisst, an Stelle einer doppelten findet nur eine einfache Befruchtung statt. Das Endosperm muss durch die Befruchtung zur Entwicklung angeregt werden.
- Pseudoviviparie ist ein Auswachsen der Aehrchen zu Brutknospen, wobei die Deckspelzen zu Laubblättern auswachsen. Die Brutknospen sind vegetative Sprosschen, die sprossbürtige Nebenwurzeln treiben und der vegetativen Vermehrung dienen.
- Phänodem ist ein Begriff in Anlehnung an Davis und Heywood (1963). Ein Phänodem umfasst je eine Gruppe von Individuen eines bestimmten Taxons, deren Exemplare in der äusseren Erscheinung der Fortpflanzungsorgane übereinstimmen.

Chasmogame Pflanzen haben vollständig ausgebildete und funktionsfähige Antheren und Gynoeceen in ihren Blüten, die sich öffnen.

Bulbillenbildende Pflanzen sind solche Individuen, die funktionsfähige Bulbillen an den Spitzen der Aehrchen ausbilden, deren Blüten an der Basis der Aehrchen geschlossen bleiben.

Mischformen des Grases bringen funktionstüchtige Bulbillen hervor und bilden Blüten aus, die sich öffnen.
- Diasporbildung umfasst Samen- und Bulbillenproduktion. (Sie wird üblicherweise als Diasporenbildung bezeichnet.)

In erster Linie möchte ich Herrn Prof. Dr. C. D. K. Cook, Direktor des Institutes für Systematische Botanik herzlich danken. Seine fachkundige Leitung, seine wegweisenden Anregungen und seine persönliche Betreuung in den vielfältigen Problemen beim Entstehen der Arbeit haben mich angespornt und mir viel geholfen. Herrn Prof. Dr. O. Rohweder und Herrn Prof. Dr. P. Endress danke ich für die bereitwilligen Auskünfte in morphologisch-embryologischen Belangen. Mein Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. H. Wanner für die Erlaubnis, das Gewächshaus der Pflanzenbiologie benutzen zu dürfen, ebenso Herrn PD Dr. B. Eller, der mir durch dipl. nat. Bernhard Schmid ermöglicht hat, die Klimakammer einzusetzen. Besonders danke ich auch

Dr. J. Schneller für sein Interesse, seine Unterstützung und seine wertvolle Kritik. Herr A. Zuppiger hat mir in phototechnischen Belangen gute Dienste geleistet, für die ich danken möchte. Die Eidgenössische Landestopographie hat mir die Erlaubnis erteilt, Kartenausschnitte zu kopieren und zu vergrössern. Der Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Reckenholzstrasse, Zürich, verdanke ich einige interessante Angaben und Anregungen über Langtagpflanzen. Den Gärtnern Frau Jacob, Herrn Schultheiss und Herrn Stähli danke ich für die Pflege meiner Pflanzen in Kultur.

Ein herzliches Dankeswort gebührt meinem Vater, der mir als erfahrener Förster dieses interessante Gebiet am Mattstock zur Bearbeitung vorgeschlagen hat. Nicht vergessen möchte ich den Dank an meine Heimatgemeinde Amden, Kt. St. Gallen, die mir die Erlaubnis erteilt hat, in diesem Gebiet beliebig zu experimentieren. Ich möchte vor allem auch all jenen danken, die mir das Abfassen dieser Arbeit ermöglicht und mir dabei fachlich und persönlich geholfen und mich unterstützt haben.

2. ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

2.1. Einleitung

Wie bereits erwähnt, ist das Alpenrispengras bei gleichbleibendem "breeding-system" morphologisch sehr variabel. Ueber die Ursachen ist aus der Literatur wenig bekannt. Exo (1916) versuchte, abzuklären, welche inneren und äusseren Faktoren bedingen, dass die Pflanzen für ihr Fortbestehen den Weg der Samen- oder Bulbillenbildung einschlagen. Er fand keine befriedigende Antwort auf diesen Fragenkomplex. Schwarzenbach (1956) testete die Fotoperiodizitäts- und Temperatureinflüsse auf die Diasporbildung an einer grönländischen Rasse von P. alpina und machte daran einige interessante Beobachtungen.

Wachstum und Diasporbildung werden bei den einzelnen Phänodemen durch verschiedene Umweltfaktoren beeinflusst, besonders solche klimatischer Art. Verpflanzungsexperimente an Wildstandorten einerseits, zwischen Wildstandorten und Kultur andererseits könnten hier etwas Klarheit schaffen. Die Vermutung liegt nahe, dass solch eingreifende Veränderungen der Umweltfaktoren bei den Pflanzen phänotypische Veränderungen hervorrufen können. Klimatische Faktoren, die dabei wohl die Hauptrolle spielen, sind jedoch in Versuchsanordnungen oft recht schwierig gegeneinander abzugrenzen. In vielen Fällen bleibt die Frage offen, welches schlussendlich der entscheidende Faktor ist, der diese oder jene Veränderung bei der Pflanze hervorruft. Oft sind mehrere Faktoren an einer Veränderung beteiligt. Häufig kann dank guter Beobachtung im Feld in solchen Fällen interpretiert werden.

2.2. Verpflanzungsexperimente an Wildstandorten

2.2.1. Material und Methode

Um Umschläge an Wildstandorten zu bewirken, wird eine Serie Verpflanzungsexperimente im Mattstockgebiet angesetzt. Erdblocke von 20 cm x 20 cm Oberfläche, die mit chasmogamen und bulbillenbildenden Pflanzen bewachsen sind, werden anfangs Juli markiert und genaue Bestandesaufnahmen der Begleitflora gemacht. Dabei wird darauf geachtet, dass sich die abgesteckten Pflanzenareale in nicht allzu steilem Gelände befinden, da sich dies bei der Ver-

pflanzung bezüglich Erosion sehr nachteilig auswirken könnte. Die markierten Blöcke liegen alle im Alpweide- oder Lawinenschutzgebiet.

Ende September 1975, nach der Alpfahrt habe ich den ersten Schub von 13 Blöcken verpflanzt. Die Wurzeltiefe beträgt je nach Bodenbeschaffenheit 10 bis 15 cm. Anfangs August 1976 habe ich einen zweiten Schub von 7 Blöcken in gleicher Weise bearbeitet und verpflanzt. Die einzelnen Blöcke werden untereinander so ausgetauscht, wie es die beiden Kartenausschnitte wiedergeben. (Abb. 2.1 und Abb. 2.2)

In den darauffolgenden Sommerperioden, beim ersten Schub sind es drei, beim zweiten zwei, habe ich jeden einzelnen Block zwei- bis dreimal pro Jahr kontrolliert und genaue Protokolle geführt, die zusammengefasst vorliegen. Beim ersten Schub sind die Bestandesaufnahmen mit der genauen Anzahl der einzelnen Arten der Begleitflora gemacht worden, beim zweiten wird nur noch aufgeführt, ob blühend oder nicht blühend, ohne genaue Anzahl pro Art, da die ersten Kontrollen im Sommer 1976 seltenes Überleben von einzelnen Exemplaren der ursprünglichen Arten ergeben haben. Beim ersten Schub habe ich die Messwerte der Grasrispen als Durchschnitte aufgeführt, beim zweiten Schub wird nur noch der Allgemeinzustand der Pflanzen und die durchschnittliche Länge der Halme angegeben, da diese Angaben für einen Vergleich vollständig genügen. Der erste Schub ist erst Ende September verpflanzt worden, damit das Vieh keinen Schaden mehr anrichten kann. Der zweite Schub wird schon anfangs August ausgetauscht, da die Blöcke besser anwachsen können und der Schaden, der durch das Vieh angerichtet werden könnte, nicht gross ist.

2.2.2. Einzelne Blöcke

2.2.2.1. Beschreibung der Standorte und Verpflanzungsergebnisse beim Alpenrispengras (Abb. 2.1 und Abb. 2.2, Tab. 2.1)

Legende: C = Chasmogame Rispen

B = Bulbillentragende Rispen

M = Rispen der Mischform

1. Block: Nordostecke des Niederschlagwaldes

Gerodetes, offenes Weidegebiet, saurer Boden, gegen Abend vom Wald her beschattet, auf grossem, bemoostem Stein, mässig ausgesetzt, beim 2. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 4 Stöcke mit 4 B, ca. 23 cm lang

76: 16 B, 7 bis 14 cm lang

77: 25 M

78: 11 B

Das vegetative Wachstum des Grases ist etwa gleich wie am ursprünglichen Standort.

2. Block: Walau

Offene Weide, oberhalb des Mattstockweges, in Wegweisernähe, bei den Hütten auf abfallendem Steinmüerchen, geschützt, beim 9. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 1 Stock mit 13 C, ca. 30 cm lang

76: ein grüner Grasausschlag, Rest dürr

77: mehrere grüne Grasbüschel in der unteren Blockhälfte

78: grüne Grasbüschel beim ganzen Block

Im Verlaufe von drei Jahren hat sich der Block vegetativ einigermaßen erholt, er gedeiht jedoch viel schlechter als am ersten Standort.

3. Block: Abzweigung Bärenfall-Mattstock

Offene Weide, ca. 150 m Luftlinie östlich der Wegabzweigung, beim sesselartigen Stein 5m hangaufwärts gegen Osten, zügig, beim 10. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 2 Stöcke mit 3 C und 1 B, ca. 31 cm lang

76: 18 B

77: 3 C und 3 B, ca. 20 cm lang

78: 1 C und 1 B

Das Gras wächst kärglicher als am ursprünglichen Standort, die vegetativen Teile sind kürzer.

4. Block: Strichbodenrank

Offene Weide, einzelner Grasstock mitten im Geröll, am unteren Strassenrand, bei der oberen Rechtskurve, exponiert, beim 12. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 1 Stock mit 37 B, ca. 23 cm lang

76: 9 B, 10 bis 25 cm lang

77: 5 B, 10 bis 15 cm lang

78: 3 M

Der Stock wächst nach der Verpflanzung etwa gleich gut wie vorher, was die vegetativen Pflanzenteile betrifft.

5. Block: Schiebenchnölili

Lawinenschutzgebiet, am oberen Rand des Weges, wo er abfällt, bei der zweiten Wegmarkierung, unter dem Felsen, gut geschützt, beim 11. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 1 Stock mit 5 C, ca. 25 cm lang

76: 6 C, 11 bis 17 cm lang

77: grüne Grasausschläge, wahrscheinlich andere Art

Sommer 78: Block ganz überwachsen von Festuca sp., P. alpina nicht mehr zu erkennen

Das vegetative Wachstum ist nur im ersten Jahr nach der Verpflanzung vergleichbar, da der Block anschliessend überwuchert wird. Die vegetativen Pflanzenteile sind kürzer als am alten Standort.

6. Block: Knutze

Offene Weide, beim ersten Felsvorsprung, in der Gegenrichtung des Weges, beim kleinen Steinrutsch unten rechts, steil, exponiert gegen NO, beim 7. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 1 Stock mit 9 B, ca. 26 cm lang

76: 8 B, 20 bis 30 cm lang

77: grüne Grasbüschel, keine Reproduktion

78: durch den Strassenbau weggerissen

So lange das Gras vorhanden ist, kann ein leichter Rückgang im Wachstum der vegetativen Teile festgestellt werden.

7. Block: Rah

Offene Weide, unter dem Knutzenweg, wo er anzusteigen beginnt, bei der kleinen Abzweigung, in der Nähe der Legföhren, geschützt, beim 8. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 2 Stöcke mit 15 C und 7 B, ca. 15 cm lang

76: 4 C und 2 B

77: 1 B

78: 2 C und 10 B

Im Vergleich zum ursprünglichen Standort ist ein Entwicklungsrückstand zu verzeichnen. Die vegetativen Teile sind jedoch gut erhalten und haben keine Einbusse erlitten.

8. Block: Wannen

Mehr oder weniger unzugängliche Weide, ca. 200 m Luftlinie westlich der drei grossen Tannen, ca. 50 m unterhalb ein Vogelbeerbaum, beim grossen Steinblock im Weg, ausgesetzt, beim 6. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 1 Stock mit 8 B, ca. 15 cm lang

76: vom Schnee im Frühjahr weggerissen

Es gibt keine Vergleichsmöglichkeit.

9. Block: Vordermatt

Wenig zugängliche Weide, ca. 100 m Luftlinie östlich der Wegverzweigung, oberhalb des Weges bei den Weiden, steiler Abhang, rund 100 m unterhalb eine grosse Fichte, mehr oder weniger geschützt, beim 1. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 1 Stock mit 2 B, ca. 24 cm lang

76: mehr oder weniger dürr

77: vegetative Teile einigermaßen erholt

78: ein grüner Grasausschlag

Am neuen Standort wächst die Pflanze kärglich, sie gedeiht bedeutend weniger gut als am ursprünglichen Standort. Auch wird sie durch Viehtritt stark beschädigt.

10. Block: Bärenfallweg

Offene Weide, ob Schlettern, am Anfang des grösseren Steinrutsches, am unteren Wegrand, mehr oder weniger geschützt, beim 5. Block eingepflanzt.

Sommer 75: mehrere Stöcke mit M, ca. 24 cm lang

76: nur vegetative Teile erholt, keine Reproduktion

77: keine Reproduktion, wahrscheinlich chasmogame Pflanzen von der Umgebung in den Block eingesamt

78: keine Reproduktion, Grasbüschel mit 2 C aus der Umgebung

Die vegetativen Teile haben sich einigermassen erholt, sind jedoch kärglicher als am ersten Standort.

11. Block: Obloch

Wenig begangenes Weidegebiet, unter dem Weg, wo er anzusteigen beginnt, westlich des grossen Steinhaufens mit der zweiten Wegmarkierung nach dem Anstieg, Pflanzenpolster auf einem Stein, steil, zügig, beim 3. Block eingepflanzt.

Sommer 75: 1 Stock mit 5 B, ca. 18 cm lang

76: 9 B, 5 bis 20 cm lang

77: 11 B, ca. 20 cm lang

78: 4 B, 5 bis 15 cm lang

Das vegetative Wachstum des Grases ist ungefähr gleich wie am alten Standort.

12. Block: Mattstockweg

Im Lawinenverbauungsgebiet, direkt unter dem ersten Rechen bei der obersten Linkskurve, mit grossen Steinen markiert, mehr oder weniger geschützt, beim 13. Block eingesetzt.

Sommer 75: 1 Stock mit 4 B, ca. 22 cm lang

76: 14 B, 12 bis 23 cm lang

77: 46 B, ca. 20 cm lang

78: 27 B, ca. 20 cm lang

Die vegetativen Teile sind etwa gleich gut ausgebildet wie am ursprünglichen Standort.

13. Block: Mattstock unter dem Hüttli

Lawinschutzgebiet, vorderer Weg, unter dem östlichsten Pfeiler der vier zusammenhängenden Rechen, ca. 30 m östlich des kleinen Mäuerchens, am oberen Wegrand, steil, geschützt, beim 4. Block eingepflanzt.

Sommer 75: mehrere Stöcke mit 29 C, ca. 20 cm lang

76: vegetative Teile wenig erholt

77: nur noch dürre Wurzeln

78 Block von Steinen erdrückt und vom Vieh zerstampft

Der ganze Block ist am neuen Standort nicht mehr konkurrenzfähig.

14. Block: Rinne ob Walau

Offene Weide, in der steilen Rinne östlich des ersten Seilbahnmastes, bei der Rinnenverzweigung, östlich beim grossen Stein, steil, mehr oder weniger geschützt, beim 20. Block eingepflanzt.

Sommer 76: 1 Stock mit 20 B, 15 bis 25 cm lang

77: 3 B, 15 bis 20 cm lang

78: 1 B, 15 cm lang

Die vegetativen Teile des Grasses sind am neuen Standort kürzer, das Wachstum ist kärglicher als am ursprünglichen.

15. Block: Mattstockweg

Lawinenschutzgebiet, etwa 2 m rechts des 12. Blockes, weitere Angaben beim 12. Block, mehr oder weniger geschützt, beim 14. Block eingepflanzt.

Sommer 76: 1 Stock mit mehreren Rispen, B wahrscheinlich abgefallen

77: 1 Halm ohne Rispe, abgefressen

78: 1 M

Das vegetative Wachstum ist nach der Verpflanzung weniger gut.

16. Block: Mattstock unter dem Hüttli

Lawinenschutzgebiet, rund 40 cm rechts neben dem 13. Block, weitere Angaben beim 13. Block, direkt unter dem Rechen, geschützt, beim 19. Block eingepflanzt.

Sommer 76: mehrere Stöcke mit 46 C, 15 bis 25 cm lang

77: 13 C, ca. 30 cm lang

78: 9 C

Die vegetativen Pflanzenteile wachsen am neuen Standort eher besser als am alten.

17. Block: Mattstock unter dem Hüttli

Lawinenschutzgebiet, zwei Kurven unterhalb des 16. Blockes, mitten in den abfallenden Felsenplanggen, oberhalb des Weges, steil, mehr oder weniger geschützt, beim 18. Block eingepflanzt.

Sommer 76: mehrere Stöcke mit 50 C, 3 bis 22 cm lang

77: durch den Schnee im Frühjahr weggerissen

Es gibt keine Vergleichsmöglichkeit.

18. Block: Knutze

Offene Weide, 1 m oberhalb des 6. Blockes, weitere Angaben beim 6. Block, gegen NO ausgesetzt, beim 16. Block eingepflanzt.

Sommer 76: 1 Stock mit 11 B, 20 bis 30 cm lang

77: 1 B

78: 6 B

Die vegetativen Pflanzenteile sind etwa gleich gut erhalten wie am ursprünglichen Standort.

19. Block: Vordermatt

Wenig zugängliche Weide, etwa 30 cm links neben dem 9. Block, weitere Angaben beim 9. Block, mehr oder weniger geschützt, beim 15. Block eingepflanzt.

Sommer 76: 1 Stock mit 11 B, 19 bis 30 cm lang

77: 16 B, ca. 20 cm lang

78: 6 M

Das vegetative Wachstum ist am neuen Standort eindeutig besser.

20. Block: Bärenfallweg

Offene Weide, beim 10. Block hangwärts in nordöstlicher Richtung in etwa 2 m Entfernung, weitere Angaben beim 10. Block, mehr oder weniger geschützt, beim 17. Block eingepflanzt.

Sommer 76: 1 Stock mit 21 B

77: mehr oder weniger dürre, vegetative Teile

78 dürr

Der ursprüngliche Block, der verpflanzt worden ist, erweist sich am neuen Standort als nicht konkurrenzfähig. Im zweiten Jahr nach der Verpflanzung stirbt er ab.

2.2.2.2. Blockverpflanzungen

Erster Schub: Abb. 2.1.

Zweiter Schub: Abb. 2.2.

2.2.2.3. Uebersicht

Tab. 2. 1

2.2.3. Verpflanzungskombinationen

2.2.3.1. Zwischen samen- und bulbillenbildenden Pflanzen

Tab. 2.2

Ursprünglicher Standort	Neuer Standort	Anzahl Blöcke
B	C	5
C	B	6
B/C	B	2
B	B/C	2
B	B	5
total		20

Ursprünglicher Standort B, neuer Standort C bedeutet: Der Block vom ursprünglichen Standort ist bewachsen mit bulbillenbildenden Pflanzen. Er wird an einen andern Standort verpflanzt, wo er anstelle eines ausgegrabenen Blockes eingesetzt wird, der mit chasmogamen Pflanzen bewachsen ist.

Abb. 2.1 Erster Schub

Grundkarte : Landeskarte 1:25'000

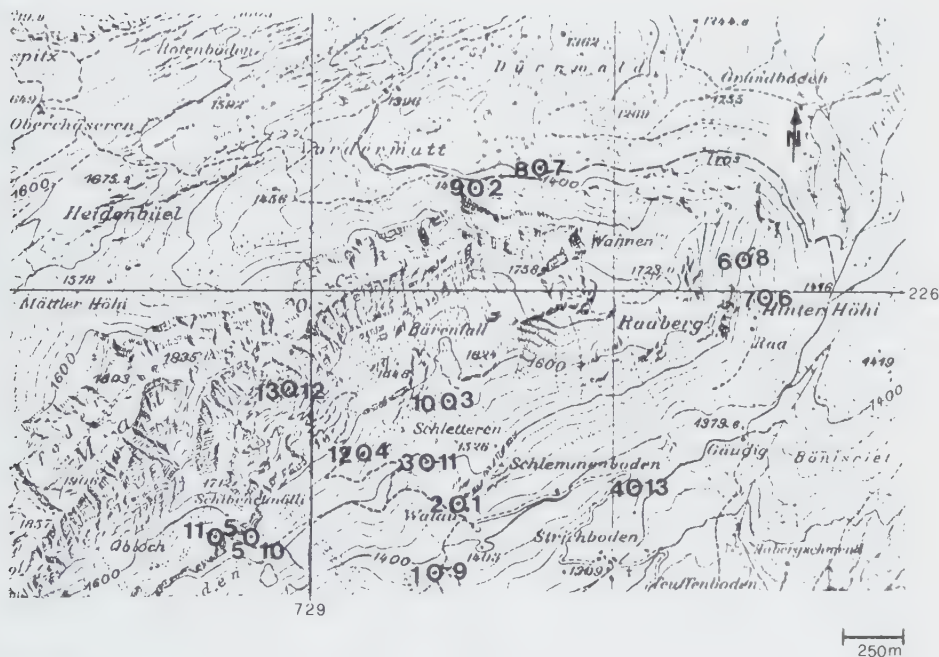
Blatt 1134

Ausschnitt Mattstock

Perimeter 728'000-731'000/225'000-227'000

Reproduktion: Vergrößerung

mit Erlaubnis der Eidg. Landestopographie vom 3. 9. 1979



Legende

- ① Genauer Standort des einzelnen Blockes
- 1① Die Zahl 1 links neben ① bedeutet: Der 1. Block ist an dieser Stelle ausgegraben worden.
- ①1 Die Zahl 1 rechts neben ① bedeutet: Der 1. Block ist an diese Stelle verpflanzt worden.

Nummer des Blockes			Exposition		Höhenlage, m ü. M.		Höhen- differenzen m ü. M.	Diasporproduktion											
u. St.	n. St.		u. St.	n. St.	u. St.	n. St.		S ₁₆			S ₇₇			S ₇₈					
								C	B	M	C	B	M	C	B	M			
1	2		SO	S	1360	1420	+ 60		Z			O	Z		Z	A			
2	9		S	N-NW	1420	1440	+ 20	O											
3	10		SW	S-SO	1500	1600	+ 100	O	Z		Z	A		O	A				
4	12		S	S	1380	1640	+ 260		A			A			O	Z			
5	11		SW	SO	1560	1580	+ 20	Z			O								
6	7		O	SO	1520	1460	- 60		A			O							
7	8		SO	N	1460	1370	- 90	A	A		O	A			Z				
8	6		N	O	1370	1520	- 150		-			-							
9	1		N-NW	SO	1440	1360	- 80		O			O			O				
10	5		S-SO	SW	1600	1560	- 40		O			O			O				
11	3		SO	SW	1580	1500	- 80		Z			Z			A				
12	13		S	S	1640	1740	+ 100		Z			Z			A				
13	4		S	S	1740	1380	- 360	O			O								
14	20		S	S-SO	1460	1600	+ 140					A			A				
15	14		S	S	1640	1460	- 180					A			O	Z			
16	19		S	N-NW	1740	1440	- 300				A								
17	18		S	O	1700	1520	- 180					-							
18	16		O	S	1520	1740	+ 220					A			Z				
19	15		N-NW	S	1440	1640	+ 200					Z			O	Z			
20	17		S-SO	S	1600	1700	+ 100					O			O				

Legende: u. St. Ursprünglicher Standort C Chasmogame Rispen Z Zunahme der Rispenzahl in bezug auf
n. St. Neuer Standort B Bulbillentragende Rispen A Abnahme } die vorhergehende Vegetations-
M Rispen der Mischform O Ausfall periode
- Block nicht mehr vorhanden

B/C bedeutet: Auf dem Block wachsen gleichzeitig nebeneinander bulbillen- und samenbildende Pflanzen.

2.2.3.2. Zwischen den Expositionen

Tab. 2.3

Ursprünglicher Standort	Neuer Standort	Anzahl Blöcke
S	S	4
S	S-SO	1
S	O	1
S	N-NW	2
N-NW	S	1
O	S	1
SO	S	1
S-SO	S	1
SW	SO	1
SO	SW	1
SW	S-SO	1
S-SO	SW	1
SO	N	1
O	SO	1
N-NW	SO	1
N	O	1
total		20

Ursprünglicher Standort S, neuer Standort S bedeutet: Der ursprüngliche Standort des Blockes hat südlich exponierte Lage. Sein neuer Standort nach der Verpflanzung hat in diesem Falle wieder südlich exponierte Lage.

2.2.3.3. Zwischen den Höhenlagen

Tab. 2.4

Höhen- differenzen	Neuer Standort tiefer gelegen	Neuer Standort höher gelegen
0 m < D < 50 m	1	2
50 m < D < 100 m	4	1
D = 100 m	0	3
100 m < D < 200 m	3	1
D = 200 m	0	1
200 m < D < 300 m	0	2
D = 300 m	1	0
300 m < D < 400 m	1	0
Anzahl Blöcke	10	

50 m < D < 100 m bedeutet: Der neue Standort, wo der Block eingepflanzt wird, liegt zwischen 50 m und 100 m tiefer, beziehungsweise höher als der alte Standort, wo der Block ausgegraben worden ist. D heisst Differenz.

2.2.4. Begleitflora

2.2.4.1. Vertretene Arten

Tab. 2.5 umfasst die Bestandesaufnahmen vor und nach der Verpflanzung bei allen 20 Blöcken.

2.2.4.2. Arten vor der Verpflanzung

Tab. 2.6 Totale Artenzahl

Block- Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Anzahl Arten	5	3	7	0	5	6	3	3	4	6	5	5	1	4	0	2	4	2	3	4	72

Bei den 72 Arten, die auf den 20 Blöcken vorkommen, handelt es sich um 41 verschiedene Arten. 15 Arten kommen mehr als einmal vor.

Tab. 2.5

[illegible]

Tab. 2.5 Fortsetzung

Art	Block-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Rhinanthus aristatus																					*
Salix retusa											o+										
Sedum album																		o+			*
Silene vulgaris													o+				o+	o+			
Thesium alpinum																					o+
Thymus serpyllum	*													*							
Trifolium repens							o+					o+									
Trifolium sp.	o+						oo		*	o+							*				
Umbelliferae steril.	*																				
Veronica chamaedrys								o+													
Veronica fruticans		o+																			
Vicia sepium						o+					*										

Legende: o+ Vor der Verpflanzung vorhanden, nach der Verpflanzung abgestorben

oo Vor und nach der Verpflanzung vorhanden

* Nach der Verpflanzung aufgetreten

Tab. 2.7 Mehrmals vorkommende Arten

Art	Häufigkeit
<i>Acinos alpinus</i>	4 x
<i>Alchemilla conjuncta</i>	2 x
<i>Alchemilla vulgaris</i>	2 x
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2 x
<i>Aster bellidiastrum</i>	2 x
<i>Cerastium holosteoides</i>	2 x
<i>Crepis aurea</i>	2 x
<i>Galium pumilum</i>	5 x
<i>Hieracium sp.</i>	2 x
<i>Plantago lanceolata</i>	6 x
<i>Polygonum viviparum</i>	4 x
<i>Ranunculus montanus</i>	5 x
<i>Silene vulgaris</i>	3 x
<i>Trifolium repens</i>	2 x
<i>Trifolium sp.</i>	3 x
15 Arten	2 - 6 x

2.2.4.3. Arten nach der Verpflanzung

Tab. 2.8 Totale Artenzahl

Block- Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Anzahl Arten	1	3	5	0	1	2	1	0	2	2	6	0	2	3	0	3	0	2	0	3	36

Nach der Verpflanzung kommen auf den 20 Blöcken 36 Arten vor. Es handelt sich dabei um 29 verschiedene Arten. 6 davon haben die Verpflanzung überlebt, 23 sind im Verlaufe von drei bis vier Jahren aus der Umgebung eingewandert und haben sich auf den Blöcken angesiedelt.

Tab. 2.9 Ursprüngliche Arten, die überlebt haben

Art	Häufigkeit
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1 x
<i>Cerastium holosteoides</i>	1 x
Moose: <i>Barbilophozia</i>	1 x
<i>Polytrichum</i>	1 x
<i>Plantago lanceolata</i>	2 x
<i>Trifolium</i> sp.	1 x
6 Arten	1 - 2 x

Tab. 2.10 Mehrmals vorkommende, eingewanderte Arten

Art	Häufigkeit
<i>Plantago alpina</i>	3 x
<i>Ranunculus montanus</i>	2 x
<i>Thymus serpyllum</i>	2 x
3 Arten	2 - 3 x

2.2.4.4. Ergebnisse

Von den 72 Arten, die ursprünglich auf den Blöcken festgestellt werden, überleben nur 6, das sind rund 8 %. Aus der Umgebung wandern im Verlaufe von drei bis vier Jahren 30 Arten ein. Die Blöcke weisen nach Abschluss des Versuches 36 Arten auf. Dies entspricht genau der Hälfte der ursprünglichen Arten.

2.2.5. Zusammenfassung der Ergebnisse

Einzelne Blöcke

Die einzelnen Pflanzenblöcke zeigen im ersten Jahr nach der Verpflanzung deutliche Anpassungsschwierigkeiten an die neue Umgebung. Die chasmogamen Pflanzen reagieren empfindlicher als die bulbillenbildenden. Verschiedene Faktoren beeinflussen Wachstum und Diasporbildung an den neuen Standorten.

Die winterliche Schneedecke übt auf den Block einen erheblichen Druck talwärts aus. Im ersten Sommer nach der Verpflanzung ist die obere Hälfte sehr vieler Blöcke nicht bewachsen. Je nach Standort erfolgt die Besiedlung von unten nach oben rascher oder langsamer. Der 8. und der 17. Block sind im Frühjahr nach der Verpflanzung nicht mehr zu finden. Sie sind von Schneebrettern weggerissen worden. Durch die meterhohen Schneemassen im Lawinenerbauungsgebiet ist das Wachstum des Grases beim 20. Block beeinträchtigt.

Geröllverschiebungen durch Wasser oder Viehtritt verursachen beim 6. und beim 13. Block an den neuen Standorten eine Abnahme der Samen- und Bulbillenproduktion. Die Pflanzen des 13. Bl. sterben im zweiten Jahr nach der Verpflanzung ganz ab. Bei wenig zugänglichem Weidegebiet, wie dies beim 7. Block der Fall ist, kann dies eine Zunahme der Diasporbildung zur Folge haben.

Auch die Bodenzusammensetzung spielt oft eine entscheidende Rolle. Beim 9. Block bewirkt die magere, saure, dünnsschichtige Unterlage eine Verminderung der Reproduktion bei Bulbillen in den Jahren nach der Verpflanzung. Die dünne Humusschicht beim 20. Block ist zum Teil Ursache für den Reproduktionsausfall von Bulbillen.

Die Konkurrenz anderer Pflanzenarten aus der Umgebung bedingt beim 5. Block ein rasches Absterben der chasmogamen und bulbillenbildenden Pflanzen.

Unter etwa gleichbleibenden Bedingungen am ursprünglichen und am neuen Standort zeichnet sich beim 11. und 12. Block über zwei Jahre hin eine deutliche Zunahme der Bulbillenbildung, im dritten Jahr dagegen ein Rückgang ab. Diese Abnahme ist im dritten Jahr auch beim 3. Block feststellbar. Dort ist es wohl altersbedingt.

Geschütztere Lage nach der Verpflanzung hat zwei deutliche Auswirkungen zur Folge, meist unabhängig von Höhenlage und Exposition. Beim 1., 4., 15. und 19. Block bewirkt sie die Ausbildung der Mischform am neuen Standort, von einer Ausnahme abgesehen, jedoch erst im zweiten Jahr nach der Verpflanzung. Ferner verursacht sie eine Zunahme der Bulbillenbildung beim 1. Block. Beim 14. Block nimmt die Bulbillenproduktion bei ausgesetzterer Lage am neuen Standort ab.

Veränderung der Exposition bei etwa gleichbleibender Höhenlage, das heisst, Verpflanzung vom Südhang an den Nordhang, hat beim 2. Block totalen Ausfall der Samenbildung zur Folge. Beim 7. Block ist bei chasmogamen und bulbillenbildenden Pflanzen nur ein Rückgang zu verzeichnen, da der neue Standort relativ geschützt ist, im dritten Jahr sogar eine Zunahme.

An höher gelegenen Standorten nach der Verpflanzung, wie dies beim 4. und beim 18. Pflanzenblock der Fall ist, nimmt die Bulbillenbildung trotz günstiger Südexposition nach der Verpflanzung ab. Die Pflanzen erholen sich jedoch im zweiten Jahr wieder. Der 19. Block ist am neuen Standort besser geschützt als am ursprünglichen. Hier nimmt die Bulbillenbildung zu, obwohl er bedeutend höher oben eingepflanzt worden ist. Beim 16. Block ist eine Abnahme der Reproduktion bei den chasmogamen Pflanzen festzustellen, obwohl der neue Standort tiefer liegt, jedoch Süd- mit Nordexposition vertauscht worden ist.

Begleitflora

8 % aller ursprünglicher gezählter Arten sind an den neuen Standorten wieder zu finden. 92 % überleben die Verpflanzung nicht. Nach drei bis vier Jahren Erholungszeit sind zahlenmässig nur halb so viele Arten auf den Blöcken zu finden wie vor der Verpflanzung. Nur 6 Arten haben überlebt, alle anderen sind aus der Umgebung eingewandert. Je nach Standort sind die Blöcke auch nach drei bis vier Jahren nur teilweise bewachsen.

2.2.6. Diskussion

Aus der Zusammenstellung der Ergebnisse wird ersichtlich, dass mehrere oekologisch ausschlaggebende Faktoren gegeneinander abzuwägen und je nach Fall entsprechende Akzente zu setzen sind. In sehr wenigen Fällen ist nur ein einzelner Faktor entscheidend für die auftretenden Veränderungen, die sich durch die Verpflanzung ergeben. Beim Abwägen spielen die beobachteten oekologischen Verhältnisse des einzelnen Standortes eine wichtige Rolle. Da ich jeden Standort im Verlaufe des Versuches mindestens acht- bis zehnmal bei verschiedenen Witterungsverhältnissen im Sommer und Herbst aufgesucht habe, meine ich dieser wichtigen Anforderung genügen zu können.

Der Abschnitt Verpflanzungskombinationen mit den Tabellen, der dieser Diskussion vorausgeht, wo nur einzelne Faktoren wie Phänodeme, Exposition, Höhenlage angegangen werden, muss unbedingt als Versuch einer Gesamtsicht verstanden werden.

Beim Alpenrispengras gilt allgemein, dass chasmogame Pflanzen auf Veränderungen viel empfindlicher reagieren als bulbillenbildende. Schon eine Verpflanzung an und für sich kann für einen Fertilitätsausfall von einer Vegetationsperiode genügen, sogar dann, wenn die neue Umgebung günstigere Verhältnisse aufweist als die ursprüngliche, zum Beispiel geschütztere, tiefer gelegene Standorte in Südexposition. Nur unter extremen Veränderungen, was Exposition und Höhenlage betrifft, reagieren die bulbillenbildenden Pflanzen mit totalem Ausfall der Reproduktion. Wenn die Umgebung nach der Verpflanzung weniger günstig ist, zeigen die chasmogamen Pflanzen auf jeden Fall keine Blüten- und Samenbildung, oft sogar über mehrere Jahre hinweg. Die bulbillenbildenden Exemplare reagieren wiederum erst bei extremen Veränderungen mit Rückgang oder Ausfall der Reproduktion. Das Alter der einzelnen Versuchspflanzen ist unbekannt. Es spielt bei den Diasporveränderungen sicher eine Rolle.

Da es sich bei den Mischformen um bulbillenbildende Rispen mit gleichzeitig geöffneten Normalblüten handelt, gilt: Wo man die bulbillenbildenden Pflanzen in günstigere Verhältnisse verpflanzt, besonders in geschütztere Lage, entwickelt sich daraus mehrmals die Mischform, meist jedoch erst in der zweiten Vegetationsperiode nach der Verpflanzung, in einem Fall erst in der dritten. Sie beansprucht in der Anpassung an die neue Umgebung, bis sie chasmogame Blüten auszubilden vermag, dasselbe Zeitintervall, wie es bei chasmogamen Pflanzen beobachtet werden kann, die unter ähnlichen Bedingungen nur chasmogame Blüten ausbilden.

Ausser Exposition, Höhenlage und Genodemen spielt eine Reihe anderer Faktoren bei der Interpretation der Ergebnisse eine wichtige Rolle. Beim einzelnen Standort ist zwar die Exposition von grosser Bedeutung. Dabei ist jedoch gleichzeitig zu berücksichtigen, ob er in bezug auf Witterungsverhältnisse eher geschützt oder ausgesetzt ist. Dieser Faktor erweist sich bei der Bildung der Mischform als ausschlaggebend. Wie oben bereits erwähnt, ist unbedingt zu beachten, ob das Weidegebiet offen, mehr oder weniger zugänglich ist

oder ob es sich um ein Areal im Lawinenschutzgebiet handelt. Durch Viehtritt beschädigte Pflanzenblöcke können nur schlecht konkurrieren oder sterben sogar ab. In mehreren Fällen ist auch die Veränderung der Bodenstruktur zu beachten. Sie kann durch Lawinen, Schnee bretter, Druck der Schneedecke oder Geröllverschiebungen an der Oberfläche verursacht werden. Geröllverschiebungen können durch zu starke Hangneigung, Wassererosion oder Viehtritt bewirkt werden. Mehrmals ist dies der ausschlaggebende Faktor, der nach der Verpflanzung die Veränderung auf den Blöcken hervorruft. Auch die Zusammensetzung des Bodensubstrates kann entscheidend sein.

Die Konkurrenz anderer Arten kann für die Reduktion der Diasporbildung ebenfalls in Frage kommen. Am neuen Standort hat P. alpina allgemein weit bessere Ueberlebenschancen als die Begleitflora. Das Gras hat sich bei diesen Verpflanzungsexperimenten als Pionierpflanze erwiesen. Schon in der ersten Vegetationsperiode wandern am neuen Standort neue Arten aus der Umgebung ein. In der Zeitspanne von drei bis vier Jahren erweisen sich diese Arten jedoch noch nicht als Konkurrenz auf den Pflanzenblöcken.

Um einen Eindruck von der phänotypischen Plastizität in den Verpflanzungsversuchen zu gewinnen, müssen auch die vegetativen Teile des Grases berücksichtigt werden. Aus den verschiedenen Kontrollen über mehrere Jahre geht hervor, dass vegetativer und generativer Aspekt meist parallel verlaufen. Von fertilen Pflanzen gilt allgemein, dass auch ihre vegetativen Teile, wie Wurzeln, Halme und Blätter, in gutem Allgemeinzustand sind. So ist verständlich, dass Pflanzen auf Blöcken, die nicht reproduktionsfähig sind, auch vegetativ reduziert sind und oft sogar absterben.

Direkte Umschläge können anhand dieser Experimente nicht festgestellt werden. Chasmogame Pflanzen bilden keine Bulbillen aus, auch schlagen bulbillenbildenden Pflanzen nicht zu chasmogamen um. Im Verlauf der Zeit kann jedoch bei vier Blöcken mit bulbillenbildenden Pflanzen die Ausbildung der Mischform beobachtet werden. 28,5 Prozent der Blöcke mit bulbillenbildenden Pflanzen zeigen somit eine auffallende Veränderung, da sie neben Bulbillen auch chasmogame Blüten auszubilden vermögen. Ob es zur Samenbildung kommt, ist nicht nachkontrolliert worden. So kann von teilweisen Umschlägen gesprochen werden, die durch die Verpflanzung bewirkt worden sind.

2.3. Verpflanzungsexperimente zwischen Garten und Wildstandorten

2.3.1. Material und Methode

Pflanzen werden vom natürlichen Standort am Mattstock entfernt, in Töpfen in Kultur weitergezüchtet und beobachtet. Mehrere Serien von Stöcken in Kultur werden nach unterschiedlich langer Beobachtungszeit in das natürliche Areal am Mattstock gebracht und in Töpfen eingepflanzt. Dort werden sie weiterhin kontrolliert. Bei den Versuchsanordnungen sind nach Möglichkeit die verschiedenen Phänodeme einbezogen worden.

2.3.2. Uebersicht

2.3.2.1. Wildstandort - Garten

Tab. 2.11

2.3.2.2. Garten - Wildstandort

Tab. 2.12

8 Stöcke, die in der ersten und zweiten Vegetationsperiode am Wildstandort aus irgendeinem Grund abgestorben sind, werden in der Tabelle aufgeführt, in den einzelnen Kombinationen werden sie jedoch nicht miteinbezogen. Die Konkurrenz durch andere Arten, der die Pflanzen während ihres Aufenthaltes im Botanischen Garten ausgesetzt sind, kann vernachlässigt werden, da das Unkraut fortlaufend aus Töpfen und Beeten entfernt wird.

2.3.3. Wildstandorte

Vergrößerter Kartenausschnitt: Abb. 2.3

Skizzen: Abb. 2.4

2.3.4. Einzelne Kombinationen

2.3.4.1. Wildstandort - Garten (Tab. 2.11)

Material und Methode

Bulbillenbildende Stöcke: B_1, B_2, B_3

Chasmogame Stöcke : Ch_1, Ch_2

Tab. 2.11 Wildstandort - Garten

V		S73			W73/74			S74			W74/75			S75			W75/76			S76		
Ph		N→Gf	8	B	Gf			Gf	0		A	Gf	Gf	2	B	Z	Gf	Gf	11	B	Z	
B ₁		N→Gf	8	B	Gf			Gf	0		A	Gf	Gf	1	B	Z	Gf	Gf	45	B	Z	
B ₂		N→Gf	3	B	Gf			Gf	1	B	A	Gf	Gf	0		A	Gf	Gf	20	B	Z	
B ₃		Gf	0			5	Ch	Gf	4	B	A	Gf	Gf	3	B	A	Gw	Gf	0		A	
Ch ₁												N→Gf	meh- rere	Ch			Gf	Gf	0		A	
Ch ₂												N→Gf	meh- rere	Ch			Gk	Gf	0		A	

Legende

Ph Phänomene

V Vegetationsperiode

B Bulbillenbildende Stöcke

Ch Chasmogame Stöcke

M Stöcke der Mischform

S Sommerhalbjahr

W Winterhalbjahr

N Natürlicher Standort oder Wildstandort

Gf Botanischer Garten, Freiland

Gk Botanischer Garten, kälteres Gewächshaus, ca. 12°C

Gw Botanischer Garten, warmes Gewächshaus, 15 - 20°C

Z Zunahme der Rispenzahl

A Abnahme der Rispenzahl

= Gleichbleibende Rispenzahl

in bezug auf die vorhergehende

Vegetationsperiode

B₁, B₂, etc. Fortlaufende Numerierung für bulbillenbildende Stöcke

Ch₁, Ch₂, etc. Fortlaufende Numerierung für chasmogame Stöcke

M₁, M₂, etc. Fortlaufende Numerierung für Stöcke der Mischform

8, 3, 11, etc.

Rispenzahl pro Stock

→

Verpflanzung

Tab. 2.12 Garten - Wildstandort (Abb. 2.3 und Abb. 2.4)

Serie	ph	V	S ₇₅	W _{75/76}	S ₇₆				W _{76/77}				S ₇₇			W _{77/78}	S ₇₈		
					Gf→N	ll	B	Z	N			N	l	B	A	N	l	B	A
1.	B ₁ *				Gf→N	45	B	Z	N			N	1	B	A	N	10	B	Z
	B ₂ *				Gf→N	20	B	Z	N			N	15	B	A	N	9	B	A
	B ₃ *				Gf→N	0		A	N			N	12	Ch	Z	N	12	Ch	=
	Ch ₁ *				Gf→N	0		A	N			N	+						
2.	Ch ₂ *				Gf→N	0		A	N			N	15	B	Z	N	14	M	A
3.	B ₄				Gf→N	8	B	Z	N			N	+						
	B ₅	Gf	0	Gf	Gf→N	20	B	Z	N			N	0		A	N	5	B	Z
	B ₆	Gf	0	Gf	Gf→N	24	B	Z	N			N	0		A	N	2	B	Z
	B ₇	Gf	0	Gk	Gf→N	26	B	Z	N			N	14	B	A	N	9	B	A
	B ₈	Gf	0	Gf	Gf→N	0		=	N			N	0		=	N	+		
	B ₉	Gf	0	Gw	Gf→N	9	B	Z	N			N	14	B	Z	N	2	B	A
	B ₁₀	Gf	0	Gf	Gf→N	0		=	N			N	0		=	N	4	B	Z
	Ch ₃	Gf	0	Gw	Gf→N														

* Stöcke, die im Sommer 73 und 75 vom Wildstandort in den Botanischen Garten verpflanzt worden sind

Abb. 2.3 Vergrößerter Kartenausschnitt

Grundkarte : Landeskarte 1:25'00

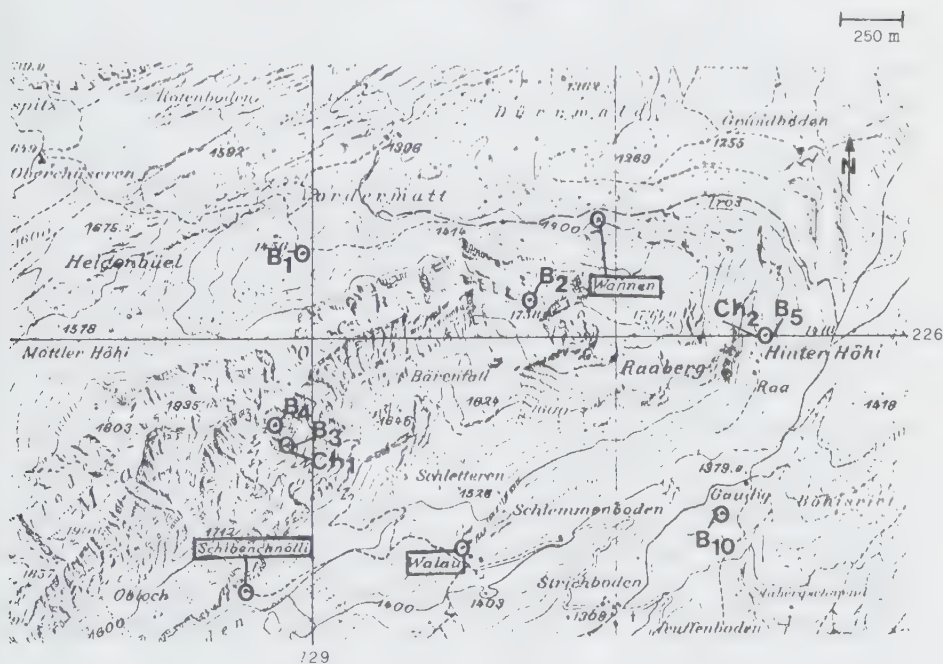
Blatt 1134

Ausschnitt Mattstock

Perimeter 728'000-731'000/225'000-227'000

Reproduktion: Vergrößerung

mit Erlaubnis der Eidg. Landestopographie vom 3. 9. 1979



B₁, B₂, B₃ und B₄ (Bulbillen) stammen von den angegebenen Wildstandorten und werden nach vier Jahren wieder dorthin zurückverpflanzt.

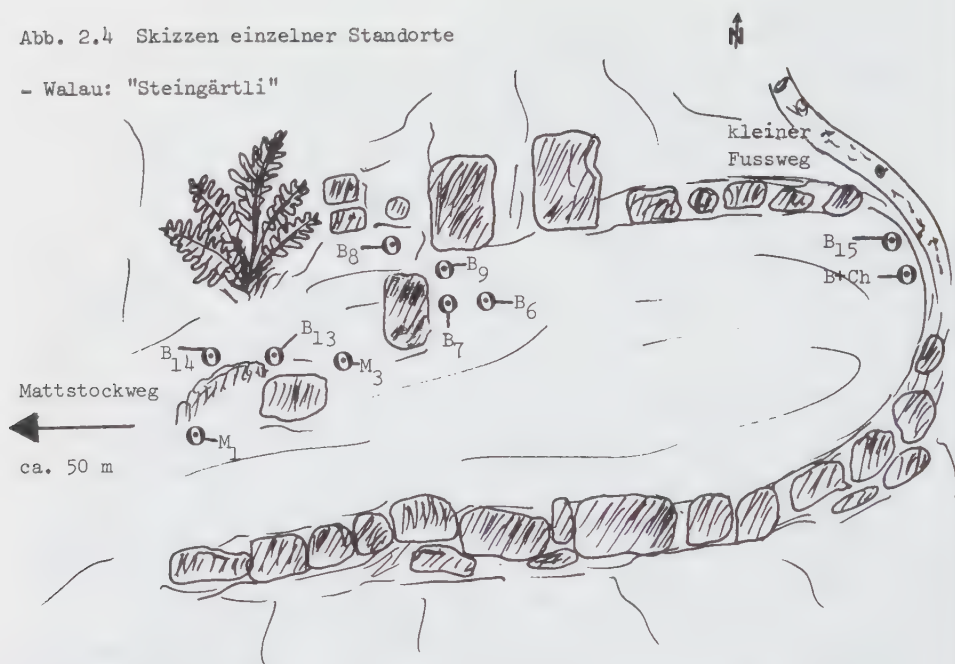
Die Standorte Walau ("Steingärtli"), Schiebenchnölle und Wannen sind unter Abb. 2.4. mit den einzelnen Stöcken genau aufgezeichnet.

Ch₁ und Ch₂ stammen ebenfalls von den angegebenen Wildstandorten, werden jedoch bereits nach einem Jahr wieder dorthin zurückverpflanzt.

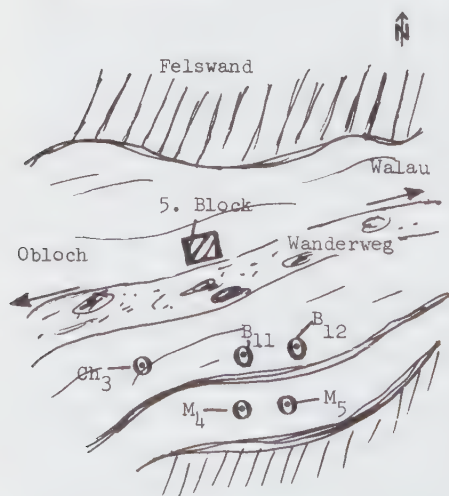
B₁₀ wird aus Bulbillenmaterial gezüchtet.

Abb. 2.4 Skizzen einzelner Standorte

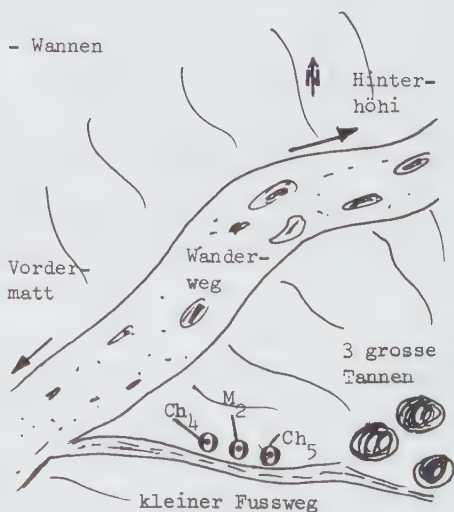
- Walau: "Steingärtli"



- Schiebenchnölili



- Wannen



- Standorte der einzelnen Stöcke, die in Kultur aus Bulbillen oder Samen gezüchtet worden sind. Bulbillen und Samen stammen von Wildstandorten.

Diese fünf Stöcke werden im Sommer 73, beziehungsweise im Sommer 75 zur Zeit, wo sie bereits chasmogame Blüten oder Bulbillen ausgebildet haben, von den Wildstandorten Vordermatt, Bärenfallgrat, Mattstock unter dem Hüttli und Schiebenchnölili in den Botanischen Garten gebracht und dort in Töpfe eingepflanzt. Ueber drei Jahre, beziehungsweise ein Jahr werden Wachstum und Diasporbildung kontrolliert.

Tab. 2.13 Versuchsanordnung und Diasporbildung

Phänodeme \ Veg.-Periode			S ₇₃	S ₇₄	S ₇₅	S ₇₆
B	Standort		N→Gf	Gf	Gf	Gf
	Anzahl Stöcke	fertil	3	1	2	3
		nicht fertil	0	2	1	0
	Rispenzahl total		19	1	3	76
Ch					N→Gf	Gf
	Anzahl Stöcke	fertil			2	0
		nicht fertil			0	2
	Rispenzahl total				meh-rere	0

Beobachtungen und Ergebnisse

Die Verpflanzung vom Wildstandort in den Botanischen Garten wirkt sich bei bulbillenbildenden wie chasmogamen Pflanzen in einer ausgeprägten Reduktion oder gar in einem Ausfall der Diasporbildung aus. Bei den bulbillenbildenden Stöcken ist dies über zwei Jahre hin ersichtlich. Im dritten Jahr nach der Verpflanzung weisen die drei Stöcke 76 Rispen mit Bulbillen auf. Die Pflanzen haben sich innerhalb dieser Zeitspanne an den neuen Standort angepasst. Die Rispenzahl steigt explosionsartig in die Höhe. Solche Zahlen habe ich bei den gleichen Pflanzen weder vor der Verpflanzung noch nach der Rückversetzung an den Wildstandort gefunden.

2.3.4.2. Garten - Wildstandort

1. Serie: Verpflanzung Herbst 76 (Tab. 2.12)

Material und Methode

Bulbillenbildende Stöcke: B₁, B₂, B₃

Chasmogame Stöcke : Ch₁, Ch₂

Diese Serie umfasst dieselben Stöcke, die bei der Versuchsanordnung Wildstandort - Garten beschrieben werden. Im Herbst 76 werden sie nach der Diasporbildung an ihre ursprünglichen Standorte ins Mattstockgebiet zurückverpflanzt und dort während den folgenden zwei Sommerperioden in gleicher Weise weiterkontrolliert.

Tab. 2.14 Versuchsanordnung und Diasporbildung

Phänodeme \ Veg.-Periode			S ₇₆	S ₇₇	S ₇₈
B	Standort		Gf→N	N	N
	Anzahl Stöcke	fertil	3	3	3
		nicht fertil	0	0	0
	Rispenzahl total		76	20	20
Ch	Standort		Gf→N	N	N
	Anzahl Stöcke	fertil	0	1	1
		nicht fertil	2	1(+)	1(+)
	Rispenzahl total		0	12	12

Beobachtungen und Ergebnisse

Die Verpflanzung an den ursprünglichen Standort beeinträchtigt die Diasporbildung weit weniger, als es bei der Verpflanzung Wildstandort - Garten der Fall ist. Die bulbillenbildenden Pflanzen zeigen während den zwei folgenden Jahren am Wildstandort keinen Ausfall, nur eine leichte Reduktion in der Erzeugung von Bulbillen. Bereits im ersten Jahr nach der Versetzung sind alle Stöcke im Feld fertil. Die Anzahl Rispen bei den bulbillenbildenden Stöcken ist ungefähr gleich hoch, wie sie ursprünglich vor der Verpflanzung im Sommer 73 gewesen ist. Bei den chasmogamen Pflanzen wird ein Stock im

Winter nach der Verpflanzung durch den Schnee weggerissen. Der Stock Ch_1 zeigt eine auffallend starke Zunahme in der Ausbildung chasmogamer Rispen. Die klimatischen Faktoren dieses Wildstandortes am Mattstock auf 1740 m ü. M. sind sehr günstig, da der Ort südexponiert und windgeschützt ist.

2. Serie: Aussaat Sommer 73, Verpflanzung Herbst 76 (Tab. 2.12)

Material und Methode

Diese Serie umfasst nur die Pflanze B_4 . Sie wird aus Bulbillenmaterial im Botanischen Garten gezüchtet, das im Sommer 73 vom höchstgelegenen Standort am Mattstock oberhalb des Hüttlis geholt worden ist. Ueber drei Jahre wird der Stock im Garten gehalten. Im Herbst 76 pflanze ich den Stock an den Standort, wo die Bulbillen herkommen, aus denen er gewachsen ist. Dort wird er während den zwei folgenden Sommerperioden kontrolliert. (Abb. 2.3)

Tab. 2.15 Versuchsanordnung und Diasporbildung

Phänodeme \ Veg.-Periode		S_{73}	$W_{73/74}$	S_{74}	S_{75}	S_{76}	S_{77}	S_{78}
B	Standort	Gk	Gw	Gf	Gf	Gf → N	N	N
	Anzahl Stöcke	fertil	0	1	1	0	1	1
		nicht fertil	1	0	0	0	1	0
	Rispenzahl total	0	5 (Ch)	4	3	0	15	14 (M)

Beobachtungen und Ergebnisse

Im ersten Winter nach der Aussaat, den der junge Stock im warmen Gewächshaus verbringt, sind bereits anfangs Januar 5 Rispen mit chasmogamen Blüten vorhanden. Der Stock, der aus Bulbillen gezüchtet worden ist, hat in der ersten Vegetationsperiode umgeschlagen. In der folgenden Sommerperiode bildet er, wie erwartet, Bulbillen aus, allerdings zu etwas späterem Zeitpunkt, als dies im Garten üblich ist. Eine weitere Winterperiode 75/76 im warmen Gewächshaus vermag keinen Umschlag mehr zu bewirken. Im Sommer 78, zwei Jahre nach der Verpflanzung an den Wildstandort kann jedoch die Bildung der Mischform beobachtet werden. Dieser Versuch zeigt in der ersten Sommerperiode nach der Aussaat die höchste Rispenzahl mit Bulbillen, die

im Verlaufe von drei Jahren im Garten vorkommt, obwohl die Pflanze den vorausgehenden Winter im warmen Gewächshaus verbracht hat. Auf die zweite Winterperiode im warmen Gewächshaus folgt im Sommer 76 ein Fertilitätsausfall. Durch die Verpflanzung an den Wildstandort wird die Rispenbildung in einem Ausmass gesteigert, das im Garten nicht erreicht worden ist. Der Standort liegt auf rund 1900 m ü. M. und ist relativ geschützt.

3. Serie: Aussaat Sommer 75, Verpflanzung Herbst 76 (Tab. 2.12)

Material und Methode

Bulbillenbildende Stöcke: B₅(+), B₆, B₇, B₈, B₉(+), B₁₀

Chasmogame Stöcke : Ch₃

Die 7 Stöcke werden aus Bulbillen und Samen gezüchtet, die im Sommer 75 von den Wildstandorten Rah, Walau, Gäudig und Schiebenchnölili geholt worden sind. Im Herbst 76 werden sie nach der ersten Periode der Diasporbildung an den Wildstandort verpflanzt, wo die Bulbillen und Samen eingesammelt worden sind. Im Sommer der beiden folgenden Jahre werden Kontrollen durchgeführt. (Abb. 2.3 und 2.4)

Tab. 2.16 Versuchsanordnung und Diasporbildung

B₅(+) und B₉(+) sind nicht miteinbezogen, da sie bereits im ersten Winter nach der Verpflanzung an den Wildstandort vom Schnee weggerissen worden sind.

Phänodeme \ Veg.-Periode			S ₇₅	S ₇₆	S ₇₇	S ₇₈
B	Standort		Gf	Gf→N	N	N
	Anzahl Stöcke	fertil	0	4	2	4
		nicht fertil	4	0	2	0
	Rispenzahl total		0	79	28	18
Ch	Standort		Gf	Gf→N	N	N
	Anzahl Stöcke	fertil	0	0	0	1
		nicht fertil	1	1	1	0
	Rispenzahl total		0	0	0	4

Beobachtungen und Ergebnisse

Bei den bulbillenbildenden Stöcken ist nach der Verpflanzung an die Wildstandorte ein Rückgang in der Rispenbildung festzustellen, bei zwei Stöcken sogar ein Ausfall. Nach zwei Jahren sind jedoch alle Stöcke wieder fertil, wenn auch die Rispenzahl nicht so hoch ist, wie sie im Garten gewesen ist. Die chasmogame Pflanze hat den Winter 75/76 im warmen Gewächshaus verbracht. Der Reproduktionsausfall im ersten Sommer im Garten ist sicher darauf zurückzuführen. Im ersten Jahr nach der Verpflanzung bleibt sie ebenfalls steril. Im zweiten Jahr bildet sie Rispen mit chasmogamen Blüten aus.

4. Serie: Aussaat Sommer 75, Verpflanzung Herbst 77 (Tab. 2.12)

Material und Methode

Bulbillenbildende Stöcke: B₁₁, B₁₂

Chasmogame Stöcke : Ch₄, Ch₅

Bulbillen und Samen werden im Sommer 75 in Walau und am Schiebenchnölili gesammelt und im Garten bis im Herbst 77 gezüchtet und kontrolliert. Nach der Verpflanzung im Herbst 77 können sie nur während einer Sommerperiode beobachtet werden. B₁₁ wird bei der Verpflanzung an den Standort gebracht, wo das Bulbillenmaterial herkommt, während die 3 anderen Stöcke an neue Wildstandorte versetzt werden. (Abb. 2.3 und Abb. 2.4)

Tab. 2.17 Versuchsanordnung und Diasporbildung

Phänodeme \ Veg.-Periode			S ₇₅	S ₇₆	S ₇₇	S ₇₈
B	Standort		Gf	Gf	Gf→N	N
	Anzahl Stöcke	fertil	0	1	1	0
		nicht fertil	2	1	1	2
	Rispenzahl total		0	2	42	0
Ch	Standort		Gf	Gf	Gf→N	N
	Anzahl Stöcke	fertil	0	1	2	2
		nicht fertil	2	1	0	0
	Rispenzahl total		0	6	35	8

Beobachtungen und Ergebnisse

Im ersten Jahr nach der Aussaat sind von den bulbillenbildenden und den chasmogamen Stöcken nur je die Hälfte reproduktiv. Die Rispenzahl ist gering. Im zweiten Sommer sind beide chasmogamen Stöcke fertil, während bei den bulbillenbildenden erneut nur ein Stock Rispen mit Bulbillen aufweist. Der Stock, der nicht fertil ist, hat den vorhergehenden Winter im warmen Gewächshaus verbracht. Die gesamte Rispenzahl ist im zweiten Jahr sehr hoch. Interessanterweise sind bei dieser Serie nach der Verpflanzung an die Wildstandorte die bulbillenbildenden Stöcke steril, die chasmogamen dagegen beide fertil. Die Rispenzahl bei den chasmogamen Pflanzen ist am Wildstandort jedoch bedeutend kleiner als im Garten.

5. Serie: Aussaat Sommer 76, Verpflanzung Herbst 77 (Tab. 2.12)

Material und Methode

Bulbillenbildende Stöcke: $B_{13}(+)$, B_{14}

Stöcke der Mischform : $M_1(+)$, M_2 , $M_3(+)$, M_4 , M_5

Die bulbillenbildenden Stöcke werden im Sommer 76 aus Bulbillen gezüchtet, die von einem Stock im Garten stammen, der ursprünglich aus Bulbillen von Walau gezüchtet worden ist. Alle Stöcke der Mischform sind je aus einer Bulbille gewachsen. Die Mutterpflanze dieser Bulbillen weist zur Zeit, wo die Bulbillen weggenommen werden, die Mischform auf. Da die Mutterpflanze in einem Gartenweglein wächst, ist ihre Abstammung nicht eindeutig feststellbar. Beim Vorfahren handelt es sich jedoch um einen Stock, der vom Mattstockgebiet in den Garten verpflanzt worden ist. Die bulbillenbildenden Pflanzen werden im Herbst 76 ins "Steingärtli" nach Walau gebracht, ihrem ursprünglichen Abstammungsort. Die Stöcke der Mischform werden an verschiedenen Wildstandorten eingesetzt. Alle Stöcke werden im Sommer 78 kontrolliert. (Abb. 2.3 und Abb. 2.4)

Tab. 2.18 Versuchsanordnung und Diasporbildung

$B_{13}(+)$, $M_1(+)$ und $M_3(+)$ sind nicht miteinbezogen, da sie im ersten Frühjahr nach der Verpflanzung bereits zerrissen und dürr sind, durch Gesteinserosion verursacht. Die bulbillenbildenden Stöcke und die Stöcke der Mischform

sind in der Tabelle der Vereinfachung halber zusammengekommen worden, da sich die Mischform bei bulbillenbildenden Pflanzen in diesem Falle ausbildet.

Phänodeme \ Veg.-Periode			S ₇₆	S ₇₇	S ₇₈
B und M	Standort		Gf	Gf→N	N
	Anzahl Stöcke	fertil	0	2 B, 2 M	1 M
		nicht f.	4	0	3
	Rispenzahl total		0	16 B, 46 M	1 B, 1 M

Beobachtungen und Ergebnisse

Bei den Stöcken, die aus Bulbillen gezüchtet worden sind, deren Mutterpflanze die Mischform hervorgebracht hat, tritt diese Erscheinung bei zwei von drei Stöcken in der ersten, bei einem Stock in der zweiten Sommerperiode auf. Den ersten Sommer verbringen die Pflanzen im Garten, den zweiten an Wildstandorten. Der Stock, bei dem die Mischform weder im Garten noch am Mattstock auftritt, hat den ersten Winter nach der Aussaat im warmen Gewächshaus verbracht. Der bulbillenbildende Stock ist im ersten Sommer nach der Verpflanzung steril.

Einzelne Aehrchen der Mischform: Abb. 2.5

6. Serie: Aussaat Frühling 77, Verpflanzung Herbst 77 (Tab. 2.12)

Material und Methode

Bulbillenbildender Stock: B₁₅

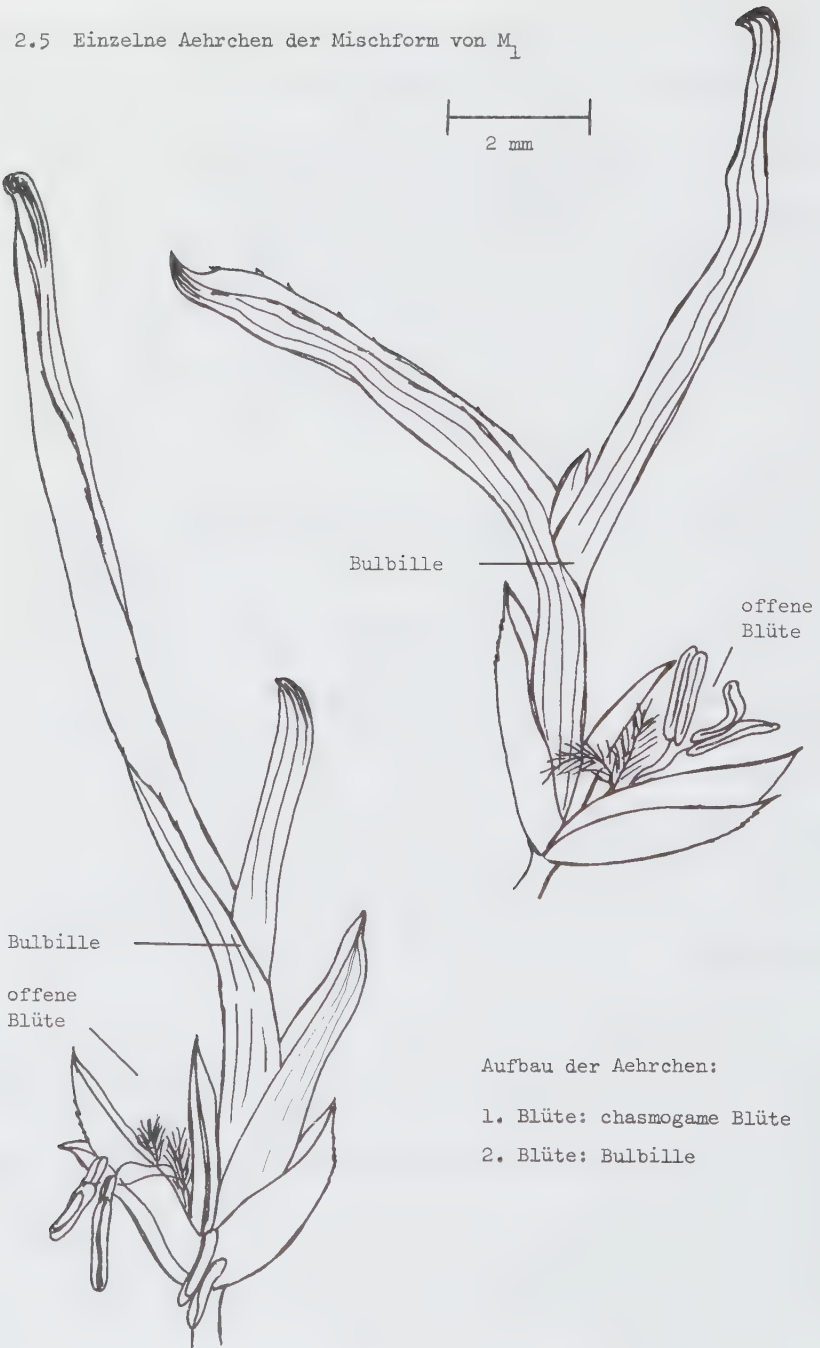
Stock aus Bulbillen und Samen: B+Ch

Bulbillen und Samen von Pflanzen im Botanischen Garten werden im Frühling 77 eingesetzt. Sie sind im Sommer noch nicht fertil. Im Herbst werden sie ins "Steingärtli" nach Walau verpflanzt und im Sommer 78 kontrolliert. (Abb. 2.3 und Abb. 2.4)

Beobachtungen und Ergebnisse

Beide Stöcke sind dürr. Sie erholen sich im Verlauf des Sommers 78 nicht.

Abb. 2.5 Einzelne Aehrchen der Mischform von M_1



Aufbau der Aehrchen:

1. Blüte: chasmogame Blüte
2. Blüte: Bulbille

2.3.5. Zeitpunkt der Bulbillenbildung

Tab. 2.19

Vegetationsperiode	S ₇₃	S ₇₄	S ₇₅	S ₇₆	S ₇₇	S ₇₈
Standort	N→Gf	Gf	Gf	Gf→N	N	N
Stock B ₂	Aug.	-	April	Mai	Juli	Juli
Stock B ₃	Aug.	Mai	-	Mai	Juli	Juli
Standort	Gf	Gf	Gf	Gf→N	N	N
Stock B ₄	-	Jan./Juli	Juli	-	Aug.	Aug.

Beobachtungen und Ergebnisse

Die Stöcke B₂ und B₃ zeigen, dass die Verpflanzung vom Mattstockgebiet in den Botanischen Garten eine zeitliche Vorverschiebung der Bulbillenbildung bis zu vier Monaten bewirkt. Die Rückverpflanzung an den ursprünglichen Wildstandort löst bei den Pflanzen eine Verzögerung um dasselbe Zeitintervall aus. Der Stock B₄, der aus Bulbillenmaterial vom Wildstandort gezüchtet worden ist, zeigt die gleiche zeitliche Verzögerung in der Bulbillenbildung nach der Verpflanzung an den Wildstandort, wo das Material herkommt. Im Januar 74 bildet dieser Stock chasmogame Blüten aus im warmen Gewächshaus, ein halbes Jahr später bereits wieder Bulbillen im Freiland des Botanischen Gartens. Der Reproduktionsausfall im Sommer 76 geht wohl auf den Einfluss des warmen Gewächshauses im Winter 75/76 zurück.

2.3.6. Reproduktion bei den Versuchsanordnungen

2.3.6.1. Wildstandort - Garten

Abb. 2.6

2.3.6.2. Garten - Wildstandort

Abb. 2.7

Abb. 2.6 Wildstandort - Garten

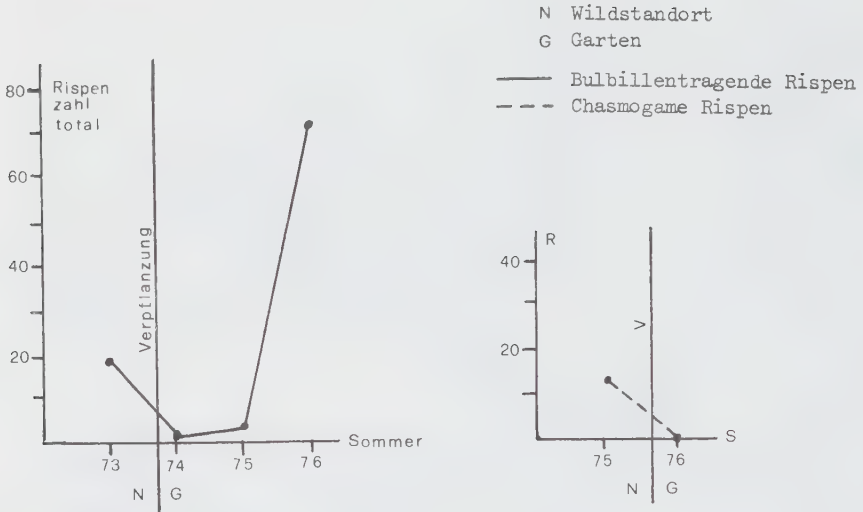
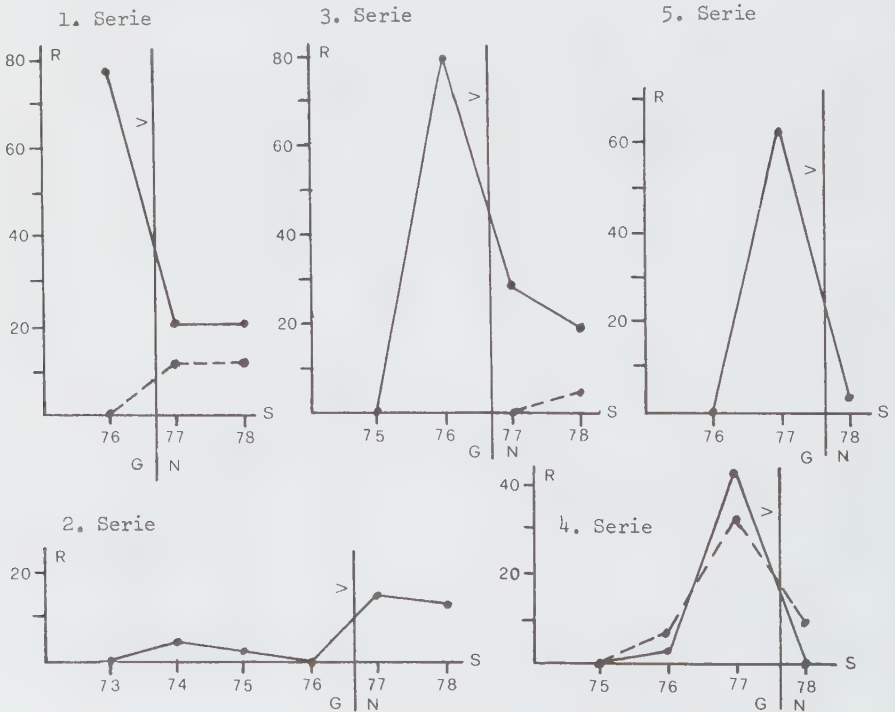


Abb. 2.7 Garten - Wildstandort



2.3.7. Zusammenfassung der Ergebnisse

Wildstandort - Garten

Bei allen Pflanzen wird die Diasporbildung auffallend beeinträchtigt durch die Verpflanzung von den Wildstandorten in den Botanischen Garten. Ob chasmogam oder bulbillenbildend, reagieren die Stöcke in der Vegetationsperiode nach der Verpflanzung mit einem Diasporausfall. Nur bei einer Pflanze ist es erst die zweite Vegetationsperiode, in der keine Reproduktion auftritt. Nach drei Jahren haben sich die Stöcke im Botanischen Garten erholt. Die Anzahl bulbillenbildender Rispen pro Stock übersteigt nun sogar die Angaben, die von den Wildstandorten stammen.

Bei den chasmogamen Pflanzen kann wenig allgemein Gültiges ausgesagt werden, da ihnen nur ein Jahr für die Anpassung zur Verfügung steht, in dem kontrolliert wird. In dieser Zeit sind sie, wie erwartet, steril.

Garten- Wildstandort

1. Serie

Bei der Rückverpflanzung reagieren die bulbillenbildenden Pflanzen nicht mit einem Ausfall, sondern nur mit einem Rückgang in der Anzahl der ausgebildeten Rispen. Die chasmogamen Pflanzen sind während des ersten Jahres im Garten nicht reproduktiv. Sobald sie an den ursprünglichen Standort im Mattstockgebiet verpflanzt werden, gelangen sie wieder zur Diasporbildung. Der Verpflanzungsschock Garten - Wildstandort beeinträchtigt die Diasporbildung nur wenig.

2. Serie

Pflanze B₄, die vorerst drei Jahre im Garten wächst, nimmt die Reproduktion in dieser Zeit allmählich ab und scheint nach drei Jahren erschöpft zu sein. Im Sommer 74 und 76 beruht die Abnahme der Rispenzahl mit einiger Gewissheit auf dem vorausgehenden winterlichen Einfluss des warmen Gewächshauses. Nach der Verpflanzung bildet der Stock eine bedeutend höhere Anzahl Rispen mit Bulbillen aus als je zuvor, obwohl die Klimaverhältnisse viel ungünstiger sind und die Konkurrenz weit grösser ist. Die kurze Zeit-

spanne, die die bulbillenbildenden Pflanzen zur Anpassung am Wildstandort benötigen, zeigt sich sehr deutlich. Durch den Einfluss des warmen Gewächshauses im ersten Winter hat der Stock sofort umgeschlagen. In der folgenden Sommerperiode bildet er jedoch Rispen mit Bulbillen aus. Ein weiterer Versuch, die gleiche Pflanze zwei Jahre später durch den Einfluss erhöhter Temperatur erneut zum Umschlagen zu bewegen, bleibt erfolglos. Wahrscheinlich ist die reproduktive Plastizität bei sehr jungen Pflanzen bedeutend grösser als bei älteren. Im Sommer 78, zwei Jahre nach der Verpflanzung, weist der Stock Rispen der Mischform auf. Der Wildstandort liegt zwar hoch, ist jedoch relativ geschützt, was für die Entwicklung der Mischform neben der genetischen Konstellation ausschlaggebend zu sein scheint.

3. Serie

Werden die Stöcke ein Jahr nach der Aussaat, zur Zeit der höchsten Reproduktionsfähigkeit verpflanzt, zeigt sich kein einheitliches Bild. Die bulbillenbildenden Pflanzen verhalten sich wie die Pflanzen im Garten oder an den Wildstandorten, bei denen keine Verpflanzung vorgenommen worden ist: Abnahme der Diasporbildung im Verlaufe von drei bis vier Jahren, bis sie schliesslich, wohl altershalber, erlischt. Die Beeinträchtigung im ersten Jahr nach der Verpflanzung könnte jedoch ebenso gut auf die Verpflanzung zurückzuführen sein. Die chasmogame Pflanze, die auch im zweiten Sommer im Garten nicht zur Blütenbildung gelangt, bleibt auch nach der Verpflanzung im Sommer 77 steril. Sie erhält sich jedoch innerhalb von zwei Jahren und bildet im dritten Sommer nach der Aussaat erstmals chasmogame Blüten aus. Chasmogame Pflanzen brauchen nicht nur länger Zeit, bis sie reproduktiv sind, sie bedürfen auch einer längeren Zeitspanne der Anpassung bei Verpflanzungen, um zur Diasporbildung zu gelangen.

4. Serie

Auffallend ist dabei, dass die bulbillenbildenden Pflanzen nach der Versetzung ins Feld keine Bulbillen erzeugen. Dies ist in erster Linie auf den vorausgehenden ein- oder zweimaligen Einfluss des warmen Gewächshauses in Kultur zurückzuführen, in zweiter Linie auf die Verpflanzung. Die Pflanzen müssen hier mit zwei physiologischen Schocks fertig werden. Sie benötigen wohl aus diesem Grund mehr als ein Jahr für ihre Anpassung an die neue

Umgebung. Die chasmogamen Pflanzen reagieren nur mit einem leichten Abfall in der Anzahl der ausgebildeten Rispen. Erneut erweist sich hier der Standort Wannen als sehr ideal, obwohl er nördlich exponiert ist. Mischformbildung und Umschläge, die hier erwartet werden können, sind in dieser Serie nicht aufgetreten. Es ist möglich, dass eine mehrjährige Kontrolle nötig ist, um solche Erscheinungen zu erfassen. Es könnte sich bei diesen Gräsern auch um solche handeln, die in ihrer genetischen Konstellation diesen Möglichkeiten nicht entsprechen.

5. Serie

Die Verpflanzung Garten - Wildstandort vermag die Bildung der Mischform nicht in allen Fällen auszumerzen. Die Pflanze in Wannen zeigt die Erscheinung auch nach der Versetzung aus dem Garten, während die beiden Stöcke in südlicher Exposition, bei grösserer Artenkonkurrenz im ersten Sommer nur Bulbillen ausbilden. Im zweiten Sommer nach der Verpflanzung haben sie sich zum Teil erholt und bilden wiederum die Mischform aus. Auch der Einfluss des warmen Gewächshauses vermag die Ausbildung der Mischform nur vorübergehend zu hemmen, jedoch nicht auszulöschen. Schon bei der 4. Serie, nun erneut auch bei der 5. Serie zeigt es sich, dass eine Verpflanzung zur Zeit der höchsten Reproduktion sich stark hemmend auf die Diasporbildung auswirkt. Bei den bulbillenbildenden Pflanzen ist es meist das zweite Jahr nach der Aussaat, während es bei den chasmogamen eher das dritte Jahr ist.

Zeitpunkt der Bulbillenbildung

Das Alpenrispengras bildet Bulbillen und Blüten etwa zur gleichen Zeit aus. Verschiedene Standorteinflüsse wie Klima, Lage bestimmen den Zeitpunkt. Schon in der ersten Vegetationsperiode nach der Verpflanzung fällt auf, dass die Bulbillenbildung der versetzten Stöcke zeitlich mit der Bulbillenbildung der Pflanzen in der näheren Umgebung übereinstimmt. Dasselbe kann auch in Kultur beobachtet werden. Hierzu benötigen die Pflanzen keine längere zeitliche Anpassung. Die Verzögerung der Bulbillenbildung im Sommer 74 und der Ausfall im Sommer 76 beruhen mit Sicherheit auf dem vorausgehenden Einfluss des warmen Gewächshauses. Der Grund der Verzögerung im Sommer 75 ist mir jedoch nicht klar.

Entsprechende Untersuchungen über die Blütenbildung bei chasmogamen Pflanzen fehlen, da ich anfänglich wenig Material aus geeigneten Arealen zur Verfügung hatte.

2.3.8. Diskussion

Bei allen untersuchten Pflanzen wird die Diasporbildung stärker beeinträchtigt durch eine Verpflanzung vom Wildstandort in den Botanischen Garten, als dies beim umgekehrten Vorgang der Fall ist. Die Erholungszeit vom Verpflanzungsschock ist am Wildstandort kürzer als in Kultur. Die Anpassung an das mildere Gartenklima bereitet dem Gras vorerst Schwierigkeiten. Die härteren Umweltbedingungen am Wildstandort wirken sich bei der Verpflanzung nur wenig aus.

Nach einmal vollzogener Anpassung an die Gartenverhältnisse fällt die zum Teil recht hohe Rispenzahl bei einzelnen Stöcken auf. Dies mahnt an ein Verpuffen der Reproduktionsmöglichkeiten innert kürzester Zeit. Am natürlichen Standort werden diese Mechanismen durch härteres Klima und grössere Konkurrenz durch andere Arten in Schach gehalten. Es ist durchaus möglich, dass Pflanzen im Feld länger als drei bis vier Jahre brauchen, bis sie reproduzieren können. Genaue Angaben fehlen, da keine Kontrollen in dieser Hinsicht gemacht worden sind. Die Reproduktionsfähigkeit in Kultur ist nach drei bis vier Jahren erschöpft. Auch vermögen sie auf die Dauer im Garten nicht mit anderen Arten zu konkurrieren, wenn man sie frei wachsen lässt wie im Feld. Konkurrenzversuche in Kultur, die nicht detailliert aufgeführt werden, haben dies eindeutig bewiesen.

Diese Beobachtungen lassen sich mit natürlicher Selektion erklären. Das arktisch alpine Gras ist an Standorte mit extremen Umweltbedingungen genetisch angepasst. Die Anpassung an milderes Klima bereitet der Pflanze daher mehr Mühe als die Anpassung an härtere Umweltbedingungen, die ihrem Habitus besser entsprechen.

Aus den Experimenten wird auch klar, dass die bulbillenbildenden Pflanzen weniger Zeit benötigen, bis sie erneut Bulbillen ausbilden können, als die chasmogamen brauchen, um am neuen Standort wieder Samen zu produzieren. Bulbillen können mit dem Chlorophyll, das sie enthalten, durch Photosyn-

these selbst Energie erzeugen und beanspruchen von der Mutterpflanze zum Wachstum hauptsächlich Nährsalze und Wasser. Samen beziehen die Nährstoffe von der Mutterpflanze. Bezüglich Nährstoffangebot sind die Bulbillen den Samen gegenüber in grossem Vorteil. Dies mag ein wichtiger Grund für die leichtere Anpassungsfähigkeit der bulbillenbildenden Pflanzen an andere Umweltverhältnisse sein.

Die Temperaturen zwischen 15°C und 20°C des warmen Gewächshauses beeinträchtigen die Diasporbildung in der folgenden Vegetationsperiode nach der Verpflanzung am Wildstandort zusätzlich, bei chasmogamen Pflanzen besonders ausgeprägt. Die leicht erhöhten Temperaturen von 10°C bis 12°C im kälteren Gewächshaus haben auf Wachstum und Diasporbildung bei der Verpflanzung keinen Einfluss. Umschläge und Mischformen, die bei diesen Experimenten aufgetreten sind, werden weiter hinten bei den entsprechenden Kapiteln interpretiert. Die jahreszeitliche Beschleunigung, beziehungsweise Verzögerung in der Bulbillenbildung, die durch die Verpflanzung zustande kommt, ist leicht verständlich.

3. CHASMOGAME BLÜTEN UND BULBILLEN

3.1. Untersuchungen an chasmogamen Blüten

3.1.1. Material und Methode

Die chasmogamen Blüten, die untersucht werden, stammen von Wildstandorten am Mattstockweg im Lawinenschutzgebiet. Sie werden im Juli 76 im blühenden Zustand an den Rispen eingesammelt, in FAA (Gemisch von 90%-igem Alkohol, 40%-igem Formol, Eisessig und Wasser im Verhältnis 10:1:2:7) fixiert. Gleichzeitig habe ich auch frisches Material am gleichen Standort eingesammelt und untersucht. Die Antheren dieser Population sind violett überlaufen. Dies ist eher eine seltene Erscheinung bei chasmogamen Blüten. Meistens sind sie gelb gefärbt.

3.1.2. Einzelne Aehrchen

Abb. 3.1

3.1.3. Einzelne Rispe

Anzahl Blüten pro Aehrchen

Die Untersuchung einer gutausgebildeten Rispe des FAA-Materials ergibt folgende Verteilung: 2 Aehrchen mit je zwei Blüten, 24 Aehrchen mit je 3 Blüten und 48 Aehrchen mit je 4 Blüten. Die Rispe weist 73 Aehrchen mit 266 Einzelblüten auf. Pro Aehrchen sind dies durchschnittlich 3,6 Blüten. Nach der allgemeinen Beobachtung liegt die Anzahl Blüten pro Aehrchen im Feld tiefer, etwa zwischen 2 und 3.

Verteilung von Antheren und Gynoeceum

Abb. 3.2 Aehrchen



mit 2 Blüten



mit 3 Blüten

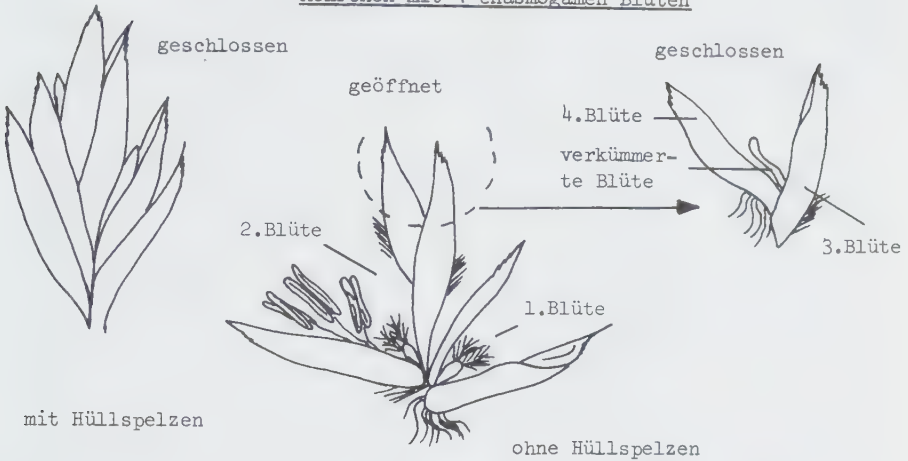


mit 4 Blüten

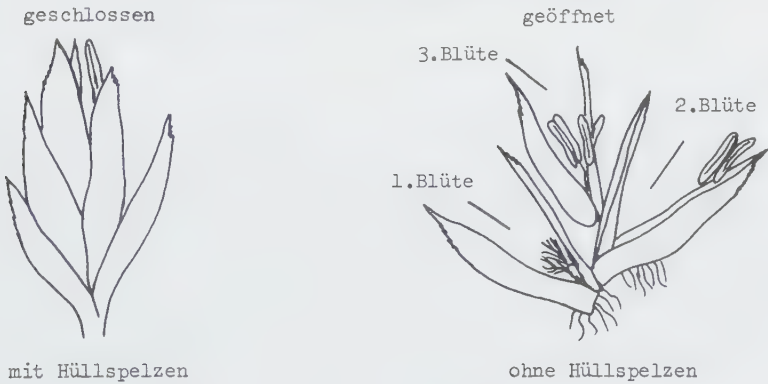
Abb. 3.1 Einzelne Aehrchen (FAA-Material)



Aehrchen mit 4 chasmogamen Blüten



Aehrchen mit 3 chasmogamen Blüten



Aehrchen mit 4 Blüten

1. Blüte: 1 Gynoecium
2. Blüte: 3 Antheren, 1 Gynoecium
3. Blüte: 3 Antheren, 1 Gynoecium
4. Blüte: 3 Antheren, 1 Gynoecium
5. Blüte: verkümmert

Aehrchen mit 3 Blüten

1. Blüte: 1 Gynoecium
2. Blüte: 1 Anthere
3. Blüte: 2 Antheren,
1 verkümmertes Gynoecium
(2 geschrumpfte Lodiculae pro Blüte)

Tab. 3.1

Anzahl Aehr- chen	Anzahl Blüten/ Aehrchen	Blüte	Verteilung in den Blüten							
			G	1 A,G	2 A,G	3 A,G	3 A,G*	3 A	steril	total
1	2	1.	1							1
		2.	1							1
24	3	1.	15		2	6			1	24
		2.	5		1	14	2	2		24
		3.				21	2		1	24
48	4	1.	41	1		2			4	48
		2.	16	2	4	20	5		1	48
		3.	4		2	30	10	2		48
		4.				33	14	1		48
total			83	3	9	126	33	5	7	266

Legende: G 1 Gynoeceium 1 A 1 Anthere
 G* 1 verkümmertes Gynoeceium 2 A 2 Antheren
 3 A 3 Antheren

3.1.4. Beobachtungen und Ergebnisse

Eine gründliche Blütenanalyse bei chasmogamen Pflanzen zeigt einige interessante Tatsachen. Die Zahl der Antheren nimmt im einzelnen Aehrchen von unten nach oben zu. Dasselbe gilt auch für die gesamte Rispe. Wie am Frischmaterial beobachtet werden kann, sind pro Aehrchen immer nur eine bis zwei Blüten gleichzeitig offen. Die Blühphase der Rispe dauert unter günstigen Witterungsverhältnissen rund zehn Tage. Es ist also ein deutliches Aufblühen von unten nach oben zu beobachten, sowohl bei den einzelnen Aehrchen als auch bei den ganzen Rispen.

Bei den 266 untersuchten Blüten ist das Gynoeceium in 33 Fällen verkümmert. Zum Teil sind die Fruchtknoten nicht voll ausgebildet, zum Teil sind nur noch Narbenansätze vorhanden. 5 Blüten haben nur Antheren ausgebildet. In 7 Fällen sind die Blüten steril. Bei P. alpina bilden sich zwei Blüten-

typen aus. Einerseits handelt es sich um Zwitterblüten, andererseits um männliche, eingeschlechtige Blüten.

Am Frischmaterial, das über drei Wochen hin beobachtet worden ist, fällt auf, dass die Antheren häufig stäuben, ehe die Narben bei den Blüten sichtbar werden. Somit liegen proterandrische Ansätze vor.

Die Antheren weisen verschiedene Färbung auf von hellgelb über dunkelgelb bis gelbviolett punktiert. Die violette Färbung rührt von Anthocyanen her, die unterschiedlich stark eingelagert sind. Mit zunehmendem Alter wird die violette Farbe etwas intensiver. Bei Blüten, die violettgefärbte Antheren aufweisen, sind oft auch die Hüll-, Deck- und Vorspelzen gelbviolett überlaufen. Es handelt sich um ein Merkmal, das morphologisch variabel ist, sich jedoch nicht als Differenzierungsmerkmal eignet.

Bei der Samenreife fallen Deckspelzen, Vorspelzen und Karyopse als Einheit ab. Wie bei den bulbillenbildenden Pflanzen bleiben nur die Hüllspelzen an den Rispen sitzen. Im fortgeschrittenen Stadium, wo nur noch die Hüllspelzen vorhanden sind, lassen sich bulbillenbildende und chasmogame Pflanzen nicht mehr voneinander unterscheiden.

3.1.5. Diskussion

Bei chasmogamen Blüten liegen monözische und proterandrische Entwicklungstendenzen vor. Allgemein hat sich sekundäre eingeschlechtigkeit der Blüten in Form von Monözie häufig bei den Angiospermen mit Windblütigkeit entwickelt. Die Einhäusigkeit beim untersuchten Windblütler liegt nur als Tendenz vor. Allgemein ist diese Erscheinung ein möglicher Ausweg aus Autogamie und Inzucht. Beim Alpenrispengras fördert sie höchstens die Allogamie in beschränktem Mass, kann jedoch nicht als Ursache für fehlende Autogamie gelten.

3.2. Selbst- und Fremdbestäubung, Selbstinkompatibilität

3.2.1. Selbstbestäubung

Definition

Selbstbestäubung umfasst in der Literatur meist den doppelten Begriff Selbstbestäubung und Selbstbefruchtung. In dieser Versuchsanordnung soll sie in

diesem Sinne verstanden werden. Selbstbestäubung steht hier jedoch nicht nur für den Vorgang der Pollenübertragung von den Antheren auf die Narbe der gleichen Aehrchenblüte, sondern vorab für die Pollenübertragung innerhalb derselben Rispe von den Antheren auf die Narben derselben oder anderer Blüten. Der Begriff Selbstbestäubung ist hier erweitert. Da es sich bei der einzelnen Rispe immer um gleiches genetisches Material handelt, kann von Selbstbestäubung gesprochen werden.

Material und Methode

Je eine einzelne Rispe eines Stockes mit chasmogamen Blüten wird kurz vor dem Aufblühen mit pollenundurchlässiger Nyboltgaze gut abgedichtet, so dass weder Pollen herausfallen, noch fremder Pollen eindringen kann. Die Experimente werden zum Teil an kurz vorher verpflanzten Stöcken aus den Alpen und Voralpen und zum Teil an selbstgezüchteten Stöcken in Kultur durchgeführt. Die Gazehüllen werden nach vier bis fünf Wochen entfernt und die vorhandenen Samen ausgesät. Die Ergebnisse werden dann als positiv bezeichnet, wenn aus den ausgesäten Samen junge Graspflänzchen wachsen. Dasselbe gilt auch für die Fremdbestäubung.

Ergebnisse

Ange-setzte Versuche	30	=	100 %
Versuche mit Samenansatz	1	=	3,3 %
Versuche ohne Samenansatz	29	=	96,7 %

3.2.2. Fremdbestäubung

Definition

Ebenso umschliesst der Begriff Fremdbestäubung auch die Befruchtung, die darauf folgt. Unter Fremdbestäubung verstehe ich den Vorgang der Bestäubung zwischen verschiedenen Rispen verschiedener Pflanzen.

Material und Methode

Gedekte Rispen

Je zwei Rispen mit chasmogamen Blüten von zwei Stöcken habe ich mit Nybolt-

gaze abgedeckt. Beizwei Stöcken habe ich alle Rispen zusammengebunden. Das weitere Vorgehen ist gleich wie bei den Selbstbestäubungsversuchen.

Nicht gedeckte Rispen

Um den Verhältnissen in der Natur möglichst nahe zu kommen, haben etliche Rispen als Versuchsmaterial gedient, die nicht abgedeckt worden sind. Nach dem Vergilben habe ich solche Rispen abgeschnitten, auf Samen untersucht und dieselben ausgesät. Im übrigen wird gleich verfahren wie bei der Selbstbestäubung.

Beobachtungen und Ergebnisse

Tab. 3.2

Serie	Versuche	Gedekte Rispen		Nicht gedekte Rispen	
		Anzahl	Prozent	Anzahl	Prozent
75/76	total	11	100 %	12	100 %
	mit Samenansatz	7	63,6 %	9	75 %
	ohne Samenansatz	4	36,4 %	3	25 %
77/78	total			32	100 %
	mit Samenansatz			17	53,1 %
	ohne Samenansatz			15	46,9 %

Von den 17 kleinen Graspflanzen der Versuchsserie 77/78 überleben 14 junge Stöcke. Sie haben den Winter 77/78 im kälteren Gewächshaus verbracht und sind im Sommer darauf im Garten auf ihre Reproduktionsfähigkeit getestet worden. Ich habe kontrolliert, wie viele der jungen Pflanzen bereits chasmogame Blüten auszubilden vermögen in der ersten Vegetationsperiode. Die Nachkommen von 7 Versuchen bilden keine Rispen aus. Die andere Hälfte bildet chasmogame Blüten aus. In einem Falle bilden die Nachkommen die Mischform aus, die bereits bei der Mutterpflanze zu finden war.

3.2.3. Selbstinkompatibilität

Material und Methode

Es werden Rispen, deren Blüten noch nicht ganz offen sind, von den Stöcken in Kultur abgeschnitten und in Wasser gestellt. Serienweise werden die Narben

an ihrer Basis aus den Blüten herausgeschnitten. Anschliessend wird der Pollen derselben Blüte aus den Antheren auf das frische Schnittgewebe am oberen Ende des Fruchtknotens gestrichen, so dass er haften bleibt. Die Rispen stehen dann während zehn Tagen in frischem Wasser im Labor. Dann werden die bestäubten Fruchtknoten aus den Blüten herausgelöst und mit Fuchsin behandelt. Die Pollenkörner werden angefärbt, ebenso eventuell vorhandene Pollenschläuche. In dieser Weise werden zwei Serien von Fruchtknoten bearbeitet. Die zweite Serie wird bereits nach rund fünf Tagen angefärbt.

Beobachtungen und Ergebnisse

Nur in einem einzigen Falle weist ein Fruchtknoten einen ausgetriebenen Pollenschlauch auf. In allen anderen Fällen sind die Pollenkörner an der Fruchtknotenoberfläche zu sehen, da sie rotviolett angefärbt sind. Sie haben keine Pollenschläuche ausgebildet. In vielen Blüten sind die Fruchtknoten während dieser Zeit eingetrocknet. Das Fehlen von Pollenschläuchen darf hier nicht als Pollen-Narben-Inkompatibilität gedeutet werden. Es hat sich jedoch erwiesen, dass diese Versuchsanordnung nicht taugt, um die Inkompatibilität abzuklären.

3.2.4. Zusammenfassung der Ergebnisse

Bei den Selbstbestäubungsversuchen bilden sich nahezu hundertprozentig keine Samen aus. Bei den Fremdbestäubungsversuchen ist den Experimenten mit nicht gedeckten Rispen besondere Aufmerksamkeit zu schenken, da sie den natürlichen Bedingungen an Wildstandorten am ehesten entsprechen. Bei den Versuchen mit nicht gedeckten Rispen ist die Serie 77/78 quantitativ besser belegt. Rund die Hälfte aller Stöcke bildet Samen aus, während es bei der Serie 75/76 drei Viertel sind. Bei dieser ersten Serie, wo rund gleich viele Versuche vorliegen, ist der Samenansatz verschieden. Gedeckte Rispen verhalten sich zu ungedeckten Rispen wie 13 zu 15.

17 von 32 Versuchen haben bei der Serie 75/76 Samen angesetzt, davon haben 14 den Winter im kälteren Gewächshaus überlebt. Rund ein Zehntel hat sich als nicht konkurrenzfähig erwiesen. Die Hälfte dieser Pflanzen hat bereits während der ersten Vegetationsperiode chasmogame Blüten ausgebildet.

3.2.5. Diskussion

Selbstbestäubung ist bei Pionierpflanzen weit verbreitet (Grant 1963, Hartmann 1955). Sie ist in extremen Lebensräumen wie Alpen, Arktis, Wüste wohl die einzige Möglichkeit für erfolgreiche, sexuelle Fortpflanzung. P. alpina gehört zu den Pionierpflanzen, bei denen keine Selbstbestäubung vorliegt. Dies wird durch die Versuche eindeutig belegt. Es werden nur in einem einzigen Fall Samen erzeugt. Daraus wachsen junge Pflanzen, die chasmogame Blüten ausbilden. Beim Versuch, bei dem Samen angesetzt haben, könnte ein technischer Fehler vorliegen. Nach Zollikofer (1939) ist Selbstbestäubung bei diesem Gras möglich. Um unter extrem harten Bedingungen überleben zu können, hat diese Art jedoch die Fähigkeit der Bulbillenbildung an Stelle der Samenproduktion.

Arten mit Fremdbestäubung bei den Gräsern haben meist lange Staubbeutel, die ganz aus den Blüten heraustreten (Hubbard 1973). Dies trifft beim Alpenrispengras zu. Die einjährige Poa annua L. hat dagegen viel kleinere Antheren. Sie ist bekanntlich eine autogame Pflanze.

P. alpina scheint zu jenen ausdauernden Grasarten zu gehören, die selbstinkompatibel sind. Neben monözischen und proterandrischen Tendenzen, die beschrieben worden sind, kommt auch genetische Inkompatibilität in Frage. Wie bei vielen Gräsern könnte es sich hier um das S-Allel-System oder "SZ"-System handeln. Die durchgeführten Versuchsserien zur Abklärung der Pollen-Narben-Inkompatibilität haben keine brauchbaren Ergebnisse erbracht. Hingegen weisen die Fremdbestäubungsexperimente bei gedeckten und ungedeckten Rispen auf ein genetisch gesteuertes System, das vorliegen könnte. Bei gedeckten Rispen mit einer Mutter- und einer Vaterpflanze ist die Samenbildung geringer als bei den ungedeckten Rispen, wo eine Mutterpflanze vorliegt, jedoch mehrere Vaterpflanzen eine Rolle spielen können. Selbstinkompatibilität könnte die Ursache für die unterschiedlich stark ausgeprägte Samenproduktion sein. Ob es sich um den Personaten-Typus der Polleninkompatibilität, d.h. die Determination des Pollens gametophytisch, jene des diploiden Griffels sporophytisch ist, oder um den Kompositen-Typus handelt, bei dem die Inkompatibilität sowohl im Griffel wie auch im Pollen sporophytisch determiniert ist, bleibt offen (Rutishauser 1969). Eventuell könnte auch Sameninkompatibilität vorhanden sein.

Fremdbestäubung mit Samenbildung liegt bei mehr als der Hälfte der durchgeführten Versuche in Kultur vor. Im Botanischen Garten herrschen günstige Bedingungen. Viele Stöcke wachsen auf relativ kleinem Raum und weisen etwa zur gleichen Zeit blühende Rispen auf. An Wildstandorten sind diese Verhältnisse weniger vorteilhaft. Da sich pro Aehrchen gleichzeitig nur eine bis zwei Blüten öffnen, wird gleichzeitig nur wenig Pollen frei. Die Blühphase der Pflanze wird jedoch verlängert, was für Bestäubung und Samenbildung von Vorteil ist.

Die grosse morphologische Variabilität, die ich bei chasmogamen Pflanzen gefunden habe (Diplomarbeit), könnte teilweise ihre Ursache in der Fremdbestäubung haben. In evolutiver Hinsicht kann Fremdbestäubung für die Pflanze von Nutzen sein, auch wenn sie nicht obligat zu sein braucht. Dadurch sind viele Rekombinationsmöglichkeiten gesichert, die autogame Pflanzen in beschränkterem Masse haben.

Ob es sich bei den Versuchspflanzen um sexuelle Exemplare oder Apomikten handelt, kann ich nicht sagen. Eine Uebertragung des Pollens auf die Narbe ist in allen Fällen nötig, ob es sich um eine sogenannte normale Befruchtung oder um Pseudogamie handelt.

3.3. Bildung von Blüten und Bulbillen

3.3.1. In Kultur

3.3.1.1. Zeitpunkt der Blüten- und Bulbillenbildung

Material und Methode

Stöcke mit chasmogamen und bulbillenbildenden Pflanzen, die in Kultur wachsen, werden untersucht. Die einzelnen Pflanzen verbringen die Winterperiode 75/76 im warmen, im kälteren Gewächshaus oder im Freiland des Botanischen Gartens. In der darauffolgenden Sommerperiode wird genaues Protokoll geführt. In der Untersuchung werden nur fertile Stöcke berücksichtigt. Jener Zeitpunkt wird vermerkt, da die erste Rispe mit deutlich erkennbaren Bulbillen gewachsen ist, beziehungsweise die Antheren bei den Aehrchen der ersten Rispe sichtbar werden. In dieser Zeit sind alle Stöcke im Freiland.

Ergebnisse

Tab. 3.3 (Legende bei Abb. 3.3)

Kombination $W_{75/76} - S_{76}$	Gw - Gf			Gk - Gf			Gf - Gf		
Phänodem	C	B	total	C	B	total	C	B	total
Zeitpunkt	Anzahl St.			Anzahl St.			Anzahl St.		
April				4	4	21			
Mai		1	1	10	10	52,6	6	4	10
Juni				3	3	15,8	2	1	3
Juli							1	1	7,2
August		2	2	1	1	2			
September		1	1						
Oktober		2	2						
total	6	6	100	1	18	19	8	6	14

Abb. 3.3 Zeitpunkt der Blüten- und Bulbillenbildung

3.3.1.2. Zeitraum der Bulbillenbildung

Material und Methode

An denselben Stöcken, bei denen obige Untersuchung durchgeführt worden ist, habe ich gleichzeitig während der Sommerperiode 76 kontrolliert, von wann und bis wann sie Bulbillen auszubilden vermögen.

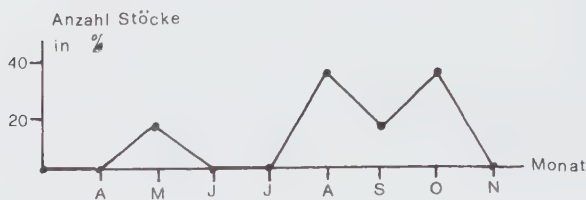
Ergebnisse

Tab. 3.4

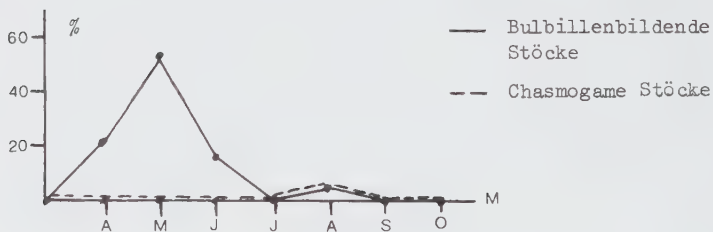
Kombination $W_{75/76} - S_{77}$	Gw - Gf	Gk - Gf	Gf - Gf
Anzahl Monate	Anzahl Stöcke	Anzahl Stöcke	Anzahl Stöcke
5 1/2		1	
4 1/2		2	
3 1/2		2	
2 1/2		5	
2	1	4	
1 1/2			4
weniger als 1 1/2	5	4	4

Abb. 3.3 Zeitpunkt der Blüten- und Bulbillenbildung

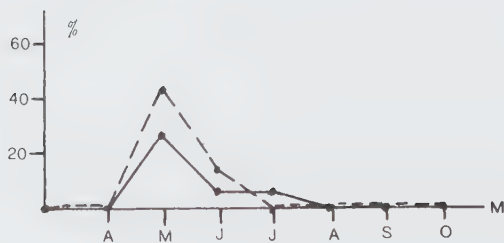
Kombination Gw - Gf



Kombination Gk - Gf



Kombination Gf - Gf



- Legende Gw Botanischer Garten, warmes Gewächshaus, 15 - 20°C
 Gk Botanischer Garten, kälteres Gewächshaus, ca. 12°C
 Gf Botanischer Garten, Freiland

3.3.2. An Wildstandorten

Mehrere Jahre habe ich beobachten können, dass die Pflanzen relativ rasch nach der Schneeschmelze Rispen mit Bulbillen auszubilden beginnen. Allgemein genügen etwa zwei Wochen, bis die ersten Rispen mit Bulbillenansätzen gewachsen sind. Der Zeitraum der Bulbillenbildung erstreckt sich vom Juni bis in den Oktober hinein, je nach Standort und Witterungsverhältnissen. Im Sommer 75 habe ich im November noch grüne Bulbillen gefunden an einem südlich exponierten, windgeschützten Standort. Die Rispen vergilben meist, bevor die Bulbillen abgefallen sind. Die Bulbillen bleiben noch eine bis zwei Wochen grün, während Halme und Blätter des Grases schon verdorrt sind.

Rispen mit chasmogamen Blüten habe ich in all den Jahren nie vor Ende Juni angetroffen, nach schneereichen Wintern sogar erst im Juli. Die Blühzeit dauert bei Gutwetterperioden nur rund zehn Tage, während sie bei Schlechtwetterperioden auf etwa drei Wochen verlängert wird. Die Zeitspanne ist bedeutend kürzer im Feld als in Kultur, auch erheblich kürzer als bei bulbillenbildenden Pflanzen an Wildstandorten. Ende August habe ich höchst selten im Feld noch offene Blüten an chasmogamen Pflanzen gefunden.

3.3.3. Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Stöcke, die im Freiland des Botanischen Garten oder im kälteren Gewächshaus überwintert haben, zeigen in der darauffolgenden Sommerperiode gleiche Erscheinungen. Sie bilden vor allem im Mai und Juni chasmogame Blüten und Bulbillen aus. Die Hälfte, bei der Kombination mit dem kälteren Gewächshaus sind es sogar drei Viertel aller Pflanzen des Versuches, weist einen Zeitraum von mehr als 1 1/2 Monaten für die Bulbillenerzeugung auf. Der obere Extremwert liegt bei 5 1/2 Monaten.

Die Pflanzen, die im warmen Gewächshaus überwintert haben, bilden erst in den Monaten August, September und Oktober Bulbillen aus. Der Zeitraum für Bulbillenbildung ist stark verkürzt. Der Extremwert der oberen Grenze liegt bei zwei Monaten. Chasmogame Pflanzen fehlen in dieser Versuchsanordnung. Andere Versuche haben jedoch gezeigt, dass chasmogame Pflanzen in solchen Fällen nicht zur Ausbildung von Blüten gelangen.

An Wildstandorten werden während maximal drei Monaten Bubillen ausgebildet, in Kultur dagegen liegt das Maximum bei $5 \frac{1}{2}$ Monaten. Der Zeitraum der Blütenbildung ist in Feld und Kultur etwa gleich, er beträgt bei günstigen Witterungsverhältnissen rund zehn Tage.

3.3.4. Diskussion

Das arktisch alpine Gras ist, was Blüten- und Bulbillenbildung betrifft, den extremen Standorten sehr gut angepasst. Klimatische Veränderungen wie Temperaturerhöhung durch Gewächshauseinflüsse in der kalten Jahreszeit hemmen die Diasporbildung eindeutig. Bei andauernd erhöhten Temperaturen, etwa bei tropischem Klima, würden mindestens die chasmogamen Pflanzen ihre Reproduktionsfähigkeit langsam einbüßen. Von den Pflanzen, die während eines ganzen Jahres im warmen Gewächshaus gestanden sind, hat keine einzige Rispen mit Blüten ausgebildet. Auch die Bulbillenbildung verzögert sich stark. Frühe Wintereinbrüche, die in den Alpen sporadisch auftreten, vermögen das Gras in seiner Reproduktionsfähigkeit jedoch höchstens zu hemmen, da zwischen Schneeschmelze im Spätfrühling und dem Wintereinbruch mit den ersten Schneefällen im Herbst normalerweise mehr als drei bis vier Wochen Zeit verstreicht. In dieser Zeit ist es für die Pflanze möglich, Bulbillen auszubilden. Bei einigermaßen günstiger Witterung können auch Samen erzeugt werden.

Im Sommer 76 hat eine Vorverschiebung der Diasporbildung um zirka einen Monat stattgefunden. Dies ist auf die aussergewöhnlich lange Trockenperiode zurückzuführen. Die chasmogamen Pflanzen haben diese Zeit weniger gut überstanden als die bulbillenbildenden. Die Bulbillen selbst sind jedoch rasch vergilbt.

Länger anhaltende Schlechtwetterperioden, wie sie der Sommer 73 gebracht hat, können sich vor allem auf chasmogame Pflanzen negativ auswirken. Sie kommen in solchen Jahren kaum zum Blühen, somit vermögen sie auch keine Samen zu bilden.

Auffallend ist in dieser Versuchsanordnung der grosse Zeitraum der Bulbillenbildung bei den Stöcken in Kultur, die den vorausgehenden Winter im kälteren Gewächshaus verbracht haben. Am idealsten sind zur Bildung von

Bulbillen tiefere, jedoch nicht allzu tiefe Temperaturen. Auch Pionierpflanzen gedeihen unter klimatischen Extrembedingungen nicht unbedingt am besten. In solchen Fällen vermögen sie jedoch zu überleben, da ihnen fehlende Konkurrenz an solchen Standorten zum Vorteil werden kann, wie dies beim Alpenrispengras hin und wieder vorkommt.

3.4. Einwachsungsmechanismus bei Bulbillen

3.4.1. Material und Methode

Alle Pflanzen dieser Kultur werden aus Bulbillen gezüchtet. Die Bulbillen stammen alle von derselben Population in Walau am Mattstock. Es sind 21 Stöcke, die in Töpfen mit Gartenerde oder solchen mit Gartenerde und Torfmull gehalten werden. Pro Topf werden eine oder mehrere Bulbillen eingepflanzt. Den Winter 75/76 verbringen die jungen Pflänzchen im Freiland, im kälteren oder warmen Gewächshaus des Botanischen Gartens. Im Sommer 76 werden alle Töpfe ins Freiland gebracht. Der Einwachsungsmechanismus der Rispen mit Bulbillen wird während dieser Vegetationsperiode genau untersucht. Im Verlaufe des Sommers werden alle ausgewachsenen Rispen mit Bulbillen gezählt. Ueber eingewachsene Rispen und nicht eingewachsene Rispen wird genaues Protokoll geführt.

Substrat, Anzahl Pflanzen pro Stock und erhöhte Temperaturen im vorausgehenden Winter könnten den Einwachsungsmechanismus beeinflussen. Durch diese Versuchsanordnung könnten eventuell vorhandene Zusammenhänge aufgedeckt werden.

3.4.2. Resultate

Tab. 3.5.

3.4.3. Beobachtungen und Ergebnisse

Rund zwei Drittel aller ausgewachsenen Rispen mit Bulbillen der Kultur sind im Verlaufe des Sommers eingewachsen. Bei 11 Stöcken ist die Anzahl der eingewachsenen Rispen höher als die Anzahl der nicht eingewachsenen. Bei 6 Stöcken ist das Verhältnis umgekehrt. 4 Stöcke haben keine Rispen ausgebildet. Diese Pflanzen haben den Winter 75/76 im warmen Gewächshaus verbracht.

Tab. 3.5 Resultate (Legende bei Abb. 3.3)

Bezeichnung	Substrat	Anzahl Pflanzen	W _{75/76}	Eingewachsene Rispen		Nicht eingewachsene Rispen		Gesamtzahl der Rispen	
				Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
W ₁	Garten-erde	mehrere	Gf	15	83,4	3	16,6	18	100
W ₂	"	"	Gw	-	-	1	100	1	"
W ₃	"	"	Gw	-	-	-	-	-	-
W ₄	"	"	Gk	1	6,7	14	93,3	15	100
W ₅	"	"	Gk	2	20	8	80	10	"
W ₆	"	"	Gk	17	73,9	6	26,1	23	"
W ₇	"	"	Gk	4	30,8	9	69,2	13	"
W ₈	"	"	Gk	25	96,2	1	3,8	26	"
W ₉	"	"	Gk	19	79,2	5	20,8	24	"
W ₁₀	"	"	Gk	2	12,5	14	87,5	16	"
W ₁₁	"	eine	Gf	19	70,4	8	29,6	27	"
W ₁₂	"	"	Gw	-	-	-	-	-	-
W ₁₃	"	"	Gw	-	-	-	-	-	-
W ₁₄	"	"	Gk	11	84,6	2	15,4	13	100
W ₁₅	"	"	Gk	17	89,5	2	10,5	19	"
W ₁₆	Garten-erde mit Torfmull	mehrere	Gf	21	65,6	11	34,4	32	"
W ₁₇	"	"	Gw	-	-	-	-	-	-
W ₁₈	"	"	Gw	1	33,3	2	66,7	3	100
W ₁₉	"	"	Gk	22	71	9	29	31	"
W ₂₀	"	"	Gk	20	69	9	31	29	"
W ₂₁	"	"	Gk	21	55,2	17	44,8	38	"
21 Stöcke				217	64,2	121	35,8	338	"

Von den Stöcken, die aus mehreren Bulbillen gewachsen sind, haben 7 eine Rispenzahl, die über dem Durchschnitt der gesamten Kultur liegt. Bei weiteren 7 ist die Rispenzahl darunter. Zwei Stöcke sind nicht fertil, sie haben im warmen Gewächshaus überwintert.

Bei Stöcken, die aus mehreren Pflanzen hervorgegangen sind, beträgt die durchschnittliche Rispenzahl rund 17, bei denjenigen, die nur aus einer Bulbille gewachsen sind, jedoch 20. Hingegen steht der Durchschnitt der eingewachsenen Rispen mit Bulbillen bei Stöcken aus mehreren Pflanzen 11, bei solchen aus einer Pflanze rund 9.

Von 6 Stöcken, die im warmen Gewächshaus überwintert haben, sind 4 in der folgenden Vegetationsperiode steril. 2 Stöcke bilden gegen den Herbst vereinzelte Rispen aus. Beim einen Stock ist es nur eine Rispe, beim andern sind es deren drei, wovon eine eingewachsen ist. Sämtliche Stöcke, die im kälteren Gewächshaus überwintert haben, sind im folgenden Sommer fertil und weisen wie die Stöcke, die im Freiland überwintert haben, viele eingewachsene Rispen auf.

Bei den Stöcken, wo der Gartenerde noch Torfmull beigemischt worden ist, sind durchschnittlich die höchsten Rispenzahlen pro Stock festzustellen.

3.4.4. Schlussfolgerungen und Diskussion

Die Anzahl Pflanzen pro Stock hat auf die gesamte Reproduktion keinen Einfluss, da der Durchschnitt der Rispenzahl bei den Stöcken, die aus einer Pflanze gezüchtet worden sind, sogar höher steht als bei solchen, die aus mehreren Bulbillen gewachsen sind. Hingegen funktioniert der Einwachsungsmechanismus bei Stöcken mit mehreren Pflanzen um einiges besser als bei den andern. Der Unterschied ist jedoch unbedeutend. Die Substratzusammensetzung hat auf die Rispenzahl, die pro Stock ausgebildet worden ist, eine sichtbare Auswirkung. Torfmull ist Dünger und erhöht normalerweise die Fertilität der Pflanzen. Auf den Einwachsungsmechanismus hat er keinen Einfluss. Dass erhöhte Temperaturen im vorangehenden Winter einen dia-sporhemmenden Einfluss auf das Gras haben, ist bekannt. Ueber den Einwachsungsmechanismus bei diesen Stöcken kann nichts ausgesagt werden, da die Rispenzahl sehr gering ist. Die Pflanzen, die im Freiland überwintert

haben, entwickeln relativ hohe Rispenzahlen pro Stock, die über dem allgemeinen Durchschnitt stehen. Ebenfalls sind recht hohe Einwachsungsquoten zu beobachten. Bei den Pflanzen, die im kälteren Gewächshaus überwintert haben, ist die Rispenbildung ebenfalls kaum beeinträchtigt worden, da im kommenden Sommer alle Stöcke fertil sind. Diese Pflanzen zeigen jedoch im Einwachsungsmechanismus eine auffallend grosse Streuung.

Wie diese Resultate zeigen, spielen klimatische Faktoren und Bodenbeschaffenheit beim Einwachsen der Bulbillen eine Rolle. Es fällt auf, dass der grössere Teil der gebildeten Rispen mit Bulbillen im Verlaufe des Sommers eingewachsen ist. Aus der Versuchsanordnung wird jedoch nicht klar, wann eine Rispe einwächst und wann sie nicht einwächst. Beobachtungen in Kultur und an verschiedenen Wildstandorten während mehreren Jahren haben jedoch deutlich gezeigt, dass feuchte, niederschlagsreiche, kühle Sommer für das Einwachsen der Bulbillen viel günstiger sind als trockene, heisse. Im Sommer 77 nach einer längeren Trockenperiode im Juli habe ich sehr viele verdorrte Bulbillen an dürren Rispen feststellen können, die nicht eingewachsen sind. In trockenen, heissen Sommern wird wohl eher die Samenbildung bei chasmogamen Pflanzen begünstigt. Das Alpenrispengras hat somit eine Alternativlösung zur Verfügung, um seinen Fortbestand im wechselhaften, gemässigten Klima der Alpen und Voralpen sicherzustellen, indem es einerseits Bulbillen, anderseits Samen auszubilden vermag.

Lockerer Bodensubstrat eignet sich für das Einwachsen der Bulbillen besser als festgetretener, harter Boden. Trotzdem habe ich sehr häufig beobachtet, dass Bulbillen an Wegrändern, sogar mitten in Wander- und "Kuh"-wegen einzuwachsen vermögen. Es handelt sich dabei um nordexponierte, feuchte Standorte. In Vordermatt und Tros ist dies sehr auffällig. In solchen Gebieten sind die Adventivwurzeln bei den Bulbillen auffällig lang, schon zur Zeit, da sie noch an den Rispen haften. In diesem Fall wird das Einwachsen durch Feuchtigkeit und besser ausgebildete Adventivwurzeln begünstigt, auch wenn die Unterlage hart ist. Dass Bulbillen an Wegrändern häufiger auftreten als in geschlossenen Pflanzengesellschaften, lässt sich durch die Konkurrenz anderer Arten erklären.

Mit einiger Sicherheit darf angenommen werden, dass die Einwachsungsquote von Bulbillen an Wildstandorten höher ist als diejenige in Kultur. In

dichterem Rasen werden die abgefallenen Bulbillen oder die geneigten Rispen mit ihren Bulbillen länger feucht gehalten als in Kultur, wo die Pflanzen einzeln in Töpfen wachsen und der Gefahr des Austrocknens stärker ausgesetzt sind.

Wann eine Rispe sich zur Erde neigt und dadurch ihren Bulbillen die Möglichkeit des Einwachsens sichert und wann sie aufrecht stehen bleibt, ihre Bulbillen später abfallen, vielleicht einwachsen oder eingehen, oder oft sogar an der Rispe selbst verdorren, ist teilweise ungeklärt. Exo (1916) hat beobachtet, dass in Fällen, wo die Bulbillen an den Rispen haften geblieben sind, häufig die Trennungszone beim Aehrchen nicht genügend oder gar nicht ausgebildet gewesen ist. Er spricht auch von inneren Hemmfaktoren, die Ursache sein können, dass ein Ablösen von der Mutterpflanze nicht möglich ist. Nach eigenen Beobachtungen funktioniert das Einwachsen dann am besten, wenn sich die Rispe zu Boden neigt und der Bulbille den Kontakt mit dem Erdboden ermöglicht. Häufig habe ich sogar beobachten können, dass die Bulbillen, zwar noch an der Rispe hängend, bereits in die Erde eingewachsen sind. Es könnte durchaus sein, dass die Berührung mit dem Boden einen Reiz auf die junge Bulbille ausübt, der sie zu intensiver Wurzelbildung veranlasst. Der Zug der Wurzeln, die bereits in den Boden eingewachsen sind, vermag die Bulbille von der Mutterpflanze ganz abzulösen, auch wenn die Trennungszone schlecht oder überhaupt nicht ausgebildet ist. Die Bulbillen können sich auch erst nach dem Verwelken der Rispe ablösen. Die Gefahr des Vertrocknens ist in solchen Fällen zu beachten.

3.5. Auffallende Erscheinungen bei Bulbillen

3.5.1. Bildung von Adventivwurzeln

3.5.1.1. Material und Methode

Von den 27 verschiedenen Populationen im Mattstockgebiet, deren Standortangaben in Abb. 3.4. vorliegen, wird im Juli 77 innerhalb von zwei Tagen Frischmaterial von bulbillenbildenden Pflanzen eingesammelt. Anschliessend wird die Adventivwurzelbildung bei den Bulbillen an den Rispen unter der Stereolupe genauer untersucht.

3.5.1.2. Standortangaben

Abb. 3.4

Grundkarte : Landeskarte 1:25'000

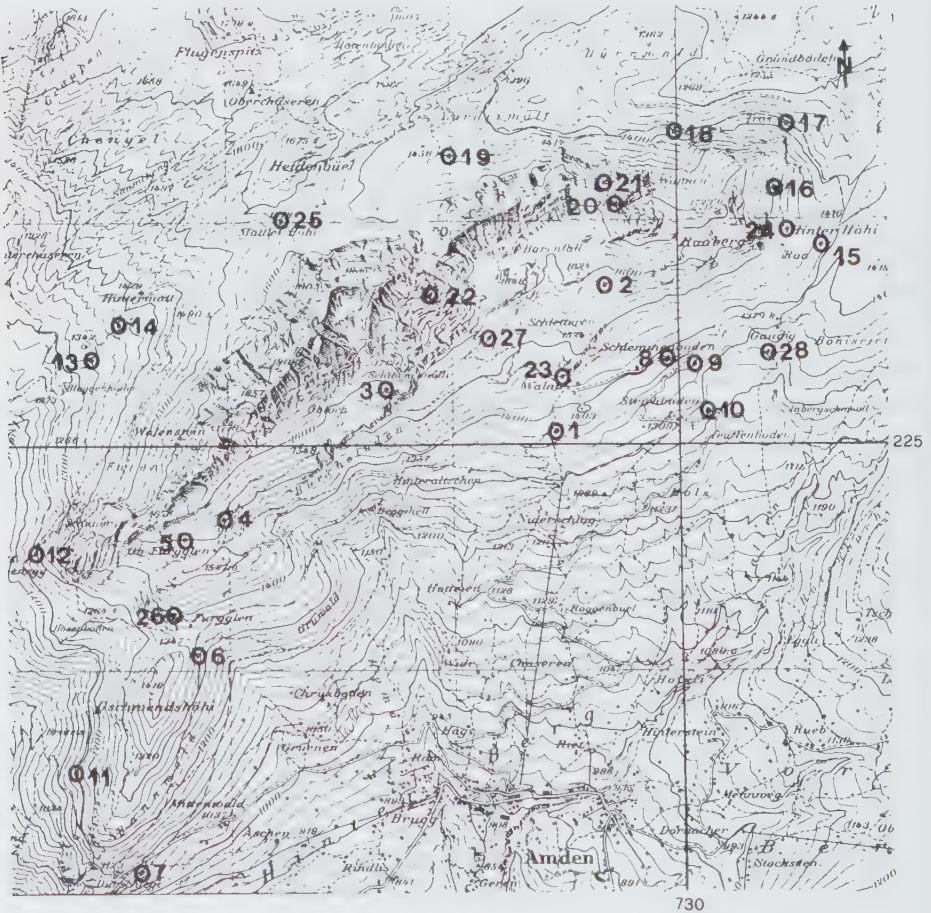
Blatt 1134

Ausschnitt Mattstock

Perimeter 727'000-731'000/223'000-227'000

Reproduktion: Kopie

mit Erlaubnis der Eidg. Landestopographie vom 3. 9. 1979



○ Genauer Standort der einzelnen Population

500 m

3.5.1.3. Resultate

Tab. 3.6 Adventivwurzelbildung

Population		Exposition	Adventivwurzeln
Nr.	Bezeichnung des Standortes		
1.	Niederschlagwald	SO	+
2.	Bärenfallweg	S-SO	+ k, w
3.	Schiebenchnölili	SW	+ k, w
4.	Oberfurgglen-Ost	S	+ k
5.	Oberfurgglen-West	W	+
6.	Unterfurgglen	S	+
7.	Brendi	S	+
8.	Schlemmenboden-Nord	NO	+ l
9.	Schlemmenboden-Süd	S	+
10.	Strichboden	S	+ k
11.	Ränzletten	W	+
12.	Brunnenegg	W	+ k
13.	Blaggenboden	SW	+
14.	Hintermatt	SW	+ k
15.	Hinterhöhi (ausgerottet)	SO	-
16.	Knutze	O	+
17.	Tros	NO	+
18.	Wannen	N	+ k, w
19.	Vordermatt	N-NW	+
20.	Unterhalb Bärenfall	SO	+ k
21.	Bärenfallgrat	S	+
22.	Mattstock unter dem Hüttli	S	+ k
23.	Walau	S	+
24.	Rah bei den Hütten	O	+ k
25.	Mättler-Höhi	NW	+
26.	Oberhalb Unterfurgglen	SW	+
27.	Mattstockweg	S	+ k
28.	Gäudig	SW	+

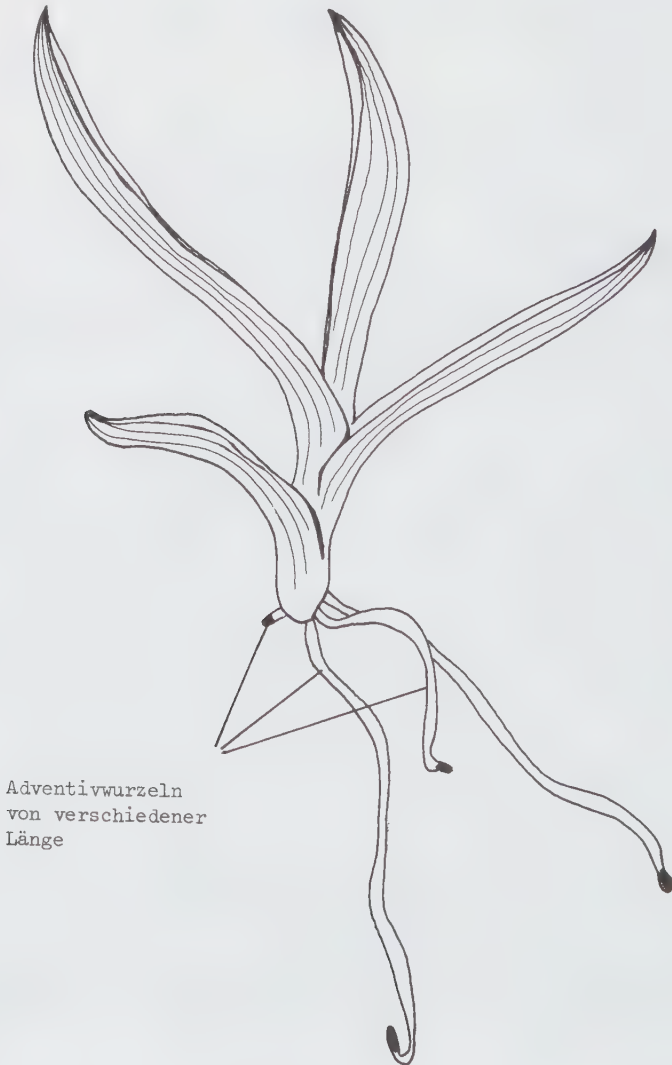
Legende

- + Adventivwurzeln an den Bulbillen so lang, dass sie aus den Hüllspelzen herausragen.
- + k Kurze Adventivwurzeln, die Bulbillen müssen aus den Hüllspelzen herauspräpariert werden, um die Wurzeln feststellen zu können.
- + l Auffällig lange Adventivwurzeln
- w Wenige Adventivwurzeln, nur an einzelnen Bulbillen feststellbar.

Abb. 3.5 Bulbille mit Adventivwurzeln

Frischmaterial von der 19. Population aus Vordermatt:

Einzelne Bulbille, aus den Hüllspelzen herausgelöst, mit Hilfe der Stereolupe aufgezeichnet.



Adventivwurzeln
von verschiedener
Länge

3.5.2. Aehrchen mit zwei Bulbillen

Abb. 3.6

- Frischmaterial von der 2. Population
vom Bärenfallweg:

Aehrchen mit Hüllspelzen

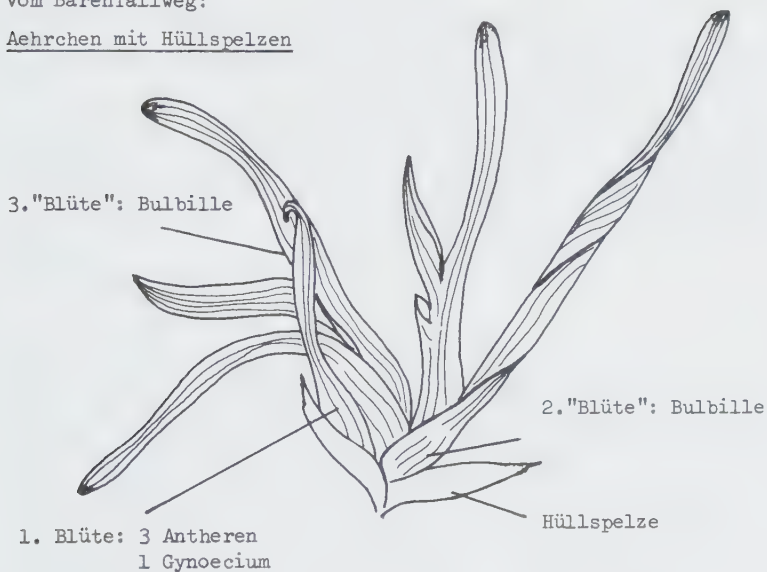
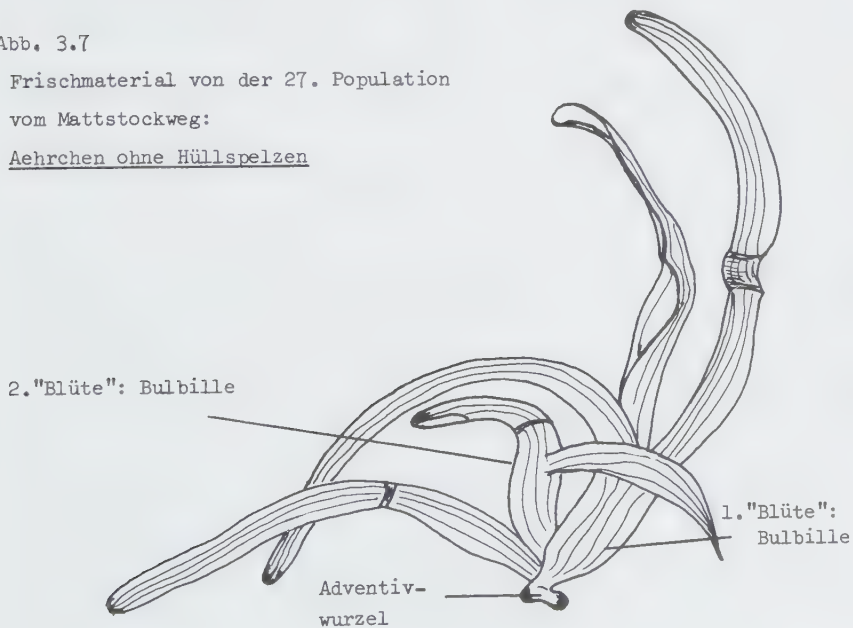


Abb. 3.7

- Frischmaterial von der 27. Population
vom Mattstockweg:

Aehrchen ohne Hüllspelzen



3.5.3. Zusammenfassung

Bei 27 von 28 untersuchten Populationen werden Adventivwurzeln gefunden. Sie unterscheiden sich von Bulbille zu Bulbille in ihrer Länge und in der Anzahl. Innerhalb einer einzelnen Population ergibt sich jedoch ein ziemlich einheitliches Bild. Längere Wurzeln sind bei Populationen mit nördlicher Exposition zu finden. Auch sind sie dort zahlreicher.

Bei der 2. Population am Bärenfallweg und bei der 27. Population am Mattstockweg sind Rispen mit Aehrchen gefunden worden, die zwei vollausgebildete Bulbillen aufweisen. (Abb. 3.6 und Abb. 3.7)

3.5.4. Diskussion

Die Adventivwurzeln wachsen zu makroskopischer Grösse heran, während die Bulbillen noch an den Rispen hängen. Anzahl und Länge der Adventivwurzeln pro Bulbille sind standortabhängig. Bei Populationen mit nördlicher Exposition, wobei es sich um feuchte, schattige Standorte handelt, findet man allgemein gut ausgebildete, zahlreiche Wurzeln bei einzelnen Bulbillen. Populationen an südlich exponierten, sonnigen, eher trockenen Standorten weisen wenige und kurze Wurzeln an den Bulbillen auf. Die Ueberlebenschance der Bulbillen ist somit an feuchten, schattigen Standorten grösser dank der besser ausgebildeten Adventivwurzeln und der grösseren Feuchtigkeit.

Es fällt auf, dass die Anzahl der Adventivwurzeln innerhalb einer Population ungefähr im umgekehrten Verhältnis zur Anzahl chasmogamer Blüten steht, die gleichzeitig an denselben Rispen untersucht worden sind.

Mehrere Bulbillen pro Aehrchen sind selten. In den beobachteten Fällen sind es immer zwei. Vielleicht ist dies eine Reaktion der Pflanze auf nährstoffreichen Boden oder aussergewöhnliche klimatische Verhältnisse. Dieses Phänomen könnte auch genetisch fixiert sein, da es bei derselben Rispe mehrmals beobachtet werden konnte.

4. MISCHFORMEN

4.1. Einleitung

Im Sommer 75 habe ich im Mattstockgebiet bei der 17. Population in Tros Pflanzen beobachten können, die viele Bulbillen ausgebildet haben, daneben jedoch zur gleichen Zeit blühen. Im Sommer 76 bildet ein Stock in Kultur, der ursprünglich von einem Wildstandort am Mattstock stammt, neben chasmogamen Rispen eine einzelne Rispe aus, die blüht, doch gleichzeitig am oberen Rispenende eine einzelne Bulbille ausgebildet hat. Diese Beobachtungen haben mich dazu veranlasst, eine Reihe Experimente und Untersuchungen durchzuführen, um einen möglichen Zusammenhang aufdecken zu können.

4.2 Material und Methode

Bulbillen, die vereinzelt oder in mehreren Exemplaren an ausgeprägt chasmogamen Pflanzen gewachsen sind, werden in Kultur über mehrere Generationen weiter gezüchtet. Ebenso werden die Samen solcher Rispen ausgesät. Die Nachkommen werden über mehrere Jahre hin beobachtet. Auch über die Mutterpflanze wird Protokoll geführt. Zusätzlich werden Untersuchungen an Material von Wildstandorten durchgeführt.

4.3. Rispen mit einzelnen Bulbillen

4.3.1. Rah-Generationen

4.3.1.1. Schema

Tab. 4.1

4.3.1.2. Beschreibung und Diasporbildung

1. Generation: R_1 (Tab. 4.1)

Im Sommer 75 wird der Stock mit ausschliesslich chasmogamen Blüten von Rah im Mattstockgebiet in den Botanischen Garten verpflanzt. In den Sommerperioden 76 und 77 bildet der Stock neben Rispen mit ausschliesslich chasmogamen Blüten je eine Rispe aus, die ausser den vollausgebildeten chasmogamen Blüten an der Spitze je eine einzelne Bulbille aufweist. Im Sommer 76 ist es eine Rispe, bei der ein Selbstbestäubungsexperiment angesetzt worden

ist. Im Sommer 77 ist es eine der vielen Rispen am Stock, die scheinbar spontan eine Bulbille ausgebildet hat. Es gelingt, die Bulbille vom Sommer 76 ($R_4/B/S$) weiterzuzüchten. Sie wird jedoch besonders gut gepflegt. Die einzelne Bulbille desselben Stockes vom Sommer 77 wird unter normalen Bedingungen im kälteren Gewächshaus aufgezogen. Dort überlebt sie den ersten Winter nicht. Auch alle Samen dieses Stockes von den Vegetationsperioden 76 und 77 sterben bald nach dem Keimen ab ($R_4/A/S$ und R_4/C). Der Stock R_4 hat den Winter 75/76 im Freiland des Botanischen Gartens verbracht. 76/77 überwintert er im kälteren Gewächshaus, 77/78 wiederum im Freiland. Im Sommer 78 werden an dieser Pflanze nur chasmogame Blüten ohne Bulbillenansätze erzeugt.

Abb. 4.1 Oberstes Aehrchen der Rispe mit Bulbille vom Sommer 76 ($R_4/B/S$)

Abb. 4.2 Oberster Rispen teil mit Bulbille vom Sommer 77 (R_4/D)

2. Generation: $R_4/B/S$ (Tab. 4.1)

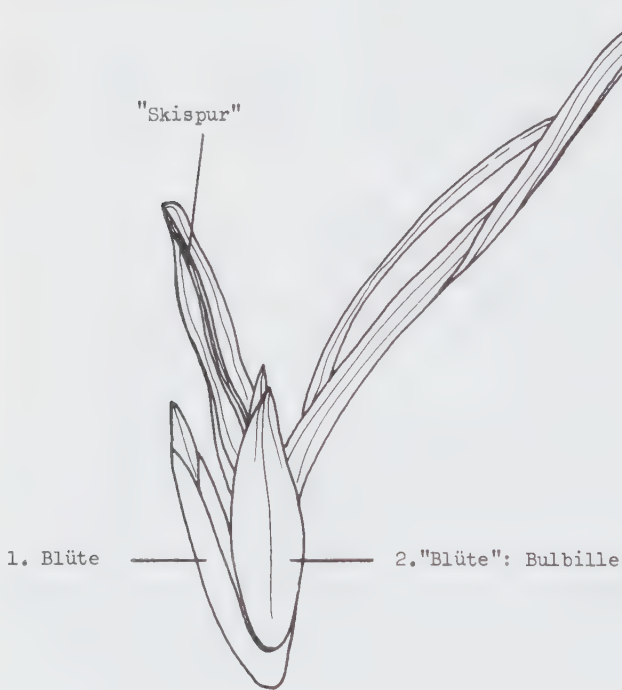
Die Bulbille wird anfangs Juli 76 eingesetzt und bis Ende Oktober in der Wohnung auf dem Fensterbrett an einem sonnigen Platz mit besonderer Sorgfalt gepflegt. Dann wird die junge Pflanze ins kältere Gewächshaus gebracht, wo sie überwintert. Im April 77 hat die Pflanze die erste Rispe mit ausschliesslich chasmogamen Blüten ausgebildet. Ende Juni werden bei einer Rispe neben vielen chasmogamen Blüten 20 Bulbillen gezählt. Die Bulbillen sind zu dieser Zeit noch nicht voll ausgewachsen. Sie werden in diesem Stadium eingesetzt. Alle sterben ab, wohl weil sie nicht ganz entwickelt und daher zu wenig kräftig sind. Ende Juli und anfangs August haben sich erneut Rispen gebildet, die neben chasmogamen Blüten auch Bulbillen aufweisen. Im Verlaufe des ersten Sommers hat der Stock 5 Rispen diesen Typs ausgebildet. Es fällt auf, dass diese Bulbillen immer an den Spitzen der Rispen wachsen. Die Bulbillenzahl pro Rispe schwankt zwischen 1 und 20. Daneben sind auch Rispen am Stock zu finden, die nur chasmogame Blüten aufweisen und Samen auszubilden vermögen. 19 Bulbillen und 9 Samen können mit Erfolg weitergezüchtet werden. Nach Ueberwinterung im Freiland bildet der Stock im Sommer 78 nur noch Rispen mit chasmogamen Blüten aus.

Abb. 4.1 Oberstes Aehrchen der Rispe mit Bulbille vom Sommer 76 (R₄/B/S)

Frischmaterial, 7.7.76,

von der Rispe abgelöst, vor dem Einpflanzen,

Hüllspelzen wegpräpariert



Aufbau des Aehrchens: 1. Blüte : ohne Antheren und Gynoecium, steril

2. "Blüte": vollausgebildete Bulbille

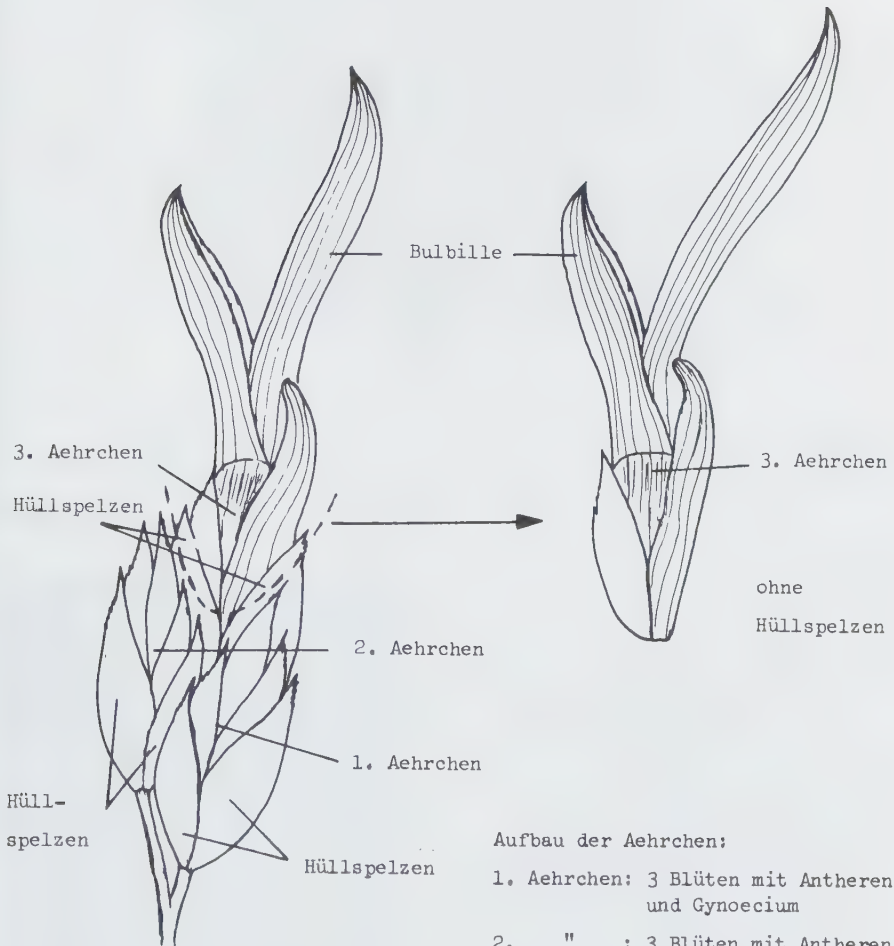
"Skispur" : Rillenartige Vertiefung, häufige Erscheinung
bei Bulbillen

Abb. 4.2 Oberster Rispen teil mit Bulbille vom Sommer 77 (R_4/D)

Frischmaterial, 24.7.77



vom unteren Rispen teil abgelöst,
vor dem Einpflanzen der Bulbille



Aufbau der Aehrchen:

- 1. Aehrchen: 3 Blüten mit Antheren und Gynoecium
- 2. " : 3 Blüten mit Antheren und Gynoecium
- 3. " : 1 Blüte mit A und G
1 ausgebildete Bulbille

Abb. 4.3 Junge Pflanze der 2. Generation ($R_4/B/S$)

Abb. 4.4 Erste Rispe mit rein chasmogamen Blüten ($R_4/B/S$)

Abb. 4.5 Erste Rispe mit chasmogamen Blüten und jungen Bulbillen ($R_4/B/S$)

Abb. 4.6 Ährchen der ersten Rispe mit rein chasmogamen Blüten ($R_4/B/S$)

Abb. 4.7 Einzelne Blütenbestandteile des Ährchens ($R_4/B/S$)

Abb. 4.8 Ährchen der ersten Rispe mit chasmogamen Blüten und jungen Bulbillen ($R_4/B/S$)

Abb. 4.9 - 4.11 Rispen mit unterschiedlichem Verlaubungsgrad ($R_4/B/S$)
(d.h. Rispen mit unterschiedlicher Bulbillenzahl)

3. Generation: Nachkommen von $R_4/B/S$ (Tab. 4.1)

19 Bulbillen und 9 Samen werden weiter gezüchtet, die sich im Sommer 77 bei der 2. Generation an der Pflanze $R_4/B/S$ gebildet haben. Junge Pflanzen aus Samen oder Bulbillen, die den Winter 77/78 im kälteren Gewächshaus nicht überlebt haben, werden hier nicht aufgeführt. Als dritte Generation gelangen sie im Sommer 78 teilweise zur Diasporbildung. 22 sind fertil, 6 bilden nur vegetative Pflanzenteile aus. Von den 22 Pflanzen, die fertil sind, bilden 7 Rispen mit rein chasmogamen Blüten aus. 15 Nachkommen weisen Rispen mit chasmogamen Blüten und Bulbillen auf. Die Zahl der Bulbillen pro Rispe ist unterschiedlich hoch. Es handelt sich um sogenannte Mischformen.

Die Samen und Bulbillen der 3. Rispe (beziehungsweise der 2. und der 5. Rispe) sind Nachkommen der Pflanze $R_4/B/S$ vom Sommer 77, die von der zweiten vollentwickelten Rispe abgelöst worden sind. Die Samen und Bulbillen der 1. und 4. Rispe fehlen. Sie sind zu Untersuchungszwecken verwendet worden. 5 Bulbillen stammen von einer Rispe dieser Pflanze, bei der ein Kreuzungsexperiment angesetzt worden ist, das keine Ergebnisse gebracht hat. Dieser Versuch beeinflusst die Bulbillen nicht.

Abb. 4.3 Junge Pflanze der 2. Generation ($R_4/B/S$)

Aufnahme vom 18. 9. 76

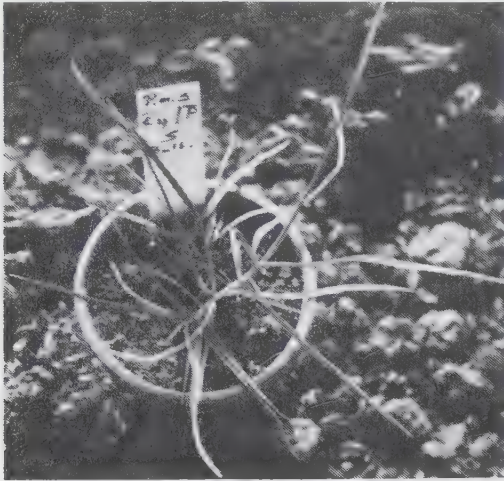


Abb. 4.4 Erste Rispe mit rein chasmogamen Blüten ($R_4/B/S$)

Aufnahme vom 6. 4. 77



Abb. 4.5 Erste Rispe mit chasmogamen Blüten und jungen Bulbillen ($R_4/B/S$)

Aufnahme vom 24. 6. 77



Abb. 4.6 Aehrchen der ersten Rispe mit rein chasmogamen Blüten ($R_4/B/S$)

Frischmaterial, 6. 4. 77

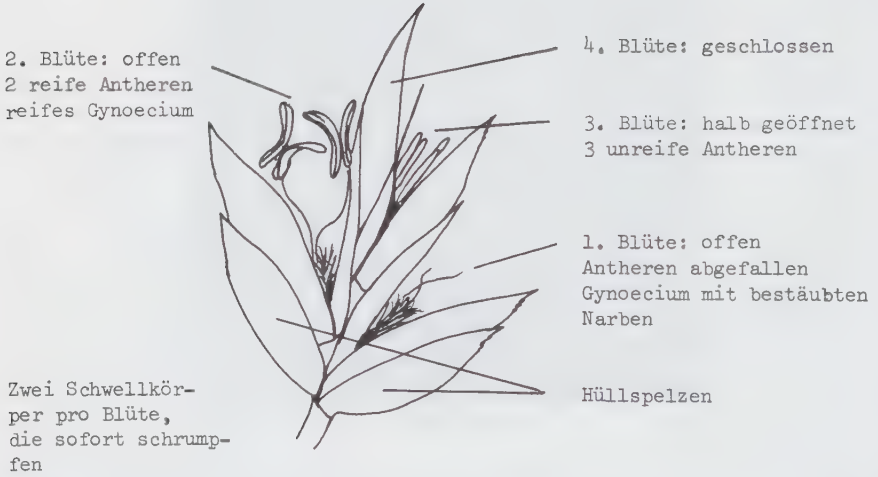


Abb. 4.7 Einzelne Blütenbestandteile des Aehrchens

Frischmaterial, 6. 4. 77



Gynoecium mit bestäubten Narben,
aus der 1. Blüte herauspräpariert

Reife, aufgerissene Anthere,
aus der 2. Blüte herauspräpariert

Abb. 4.8 Aehrchen der ersten Rispe mit chasmogamen Blüten und jungen Bulbillen ($R_4/B/S$)

Frischmaterial, 24. 6. 77
mit Hüllspelzen



1. Aehrchen:

- 1 chasmogame Blüte
- 1 Bulbille

2. Aehrchen:

- 1 chasmogame Blüte
- 1 geschlossene Blüte
- 1 Bulbille



3. Aehrchen:

- 2 verwelte Blüten
- 1 chasmogame Blüte
- 1 Bulbille



Abb. 4.9 Aufnahme vom Juli 77



Die Rispen der Abbildungen 4.9 - 4.11 sind an der Pflanze $R_4/B/S$ gewachsen. Sie weisen unterschiedlichen Verlaubungsgrad auf. Ebenso variiert die Anzahl chasmogamer Blüten pro Rispe.

Abb. 4.10 Aufnahme vom Juli 77



Abb. 4.11 Aufnahme vom Juli 77



Tab. 4.2 Diasporbildung der 3. Generation im Sommer 78

Nummer der Rispe	Pflanze aus Bulbille	Anzahl Rispen total	Rispen mit B und C	Streuung der B bei einer Pfl.	Rispen mit C
2.	A	11	3	0 - 3	8
3.	A	1	0	0	1
5.	A	4	2	1 - 20	2
	B	3	0		3
	C	3	0		3
	D	4	3		1
	E	9	1		8
	F	9	3		6
	G	5	1		4
	H	8	1		7
	J	1	1		0
	K	6	2		4
	L	3	2		1
	M	7	3		4
Kreu- zung	A	4	1	1 - 21	3
	B	7	3		4
	C	4	1		3
	D	3	0		3
	E	4	1		3
Total	19	96	28		68
	Pflanze aus Same				
3. (1.Schub)	A	0	0	0	0
	B	0	0		0
3. (2.Schub)	A	1	1	0 - 1	0
	B	1	0		1
	C	7	0		7
	D	0	0		0
	E	0	0		0
	F	0	0		0
	G	0	0		0
Total	9	9	1		8

Legende C Chasmogame Blüten

B Bulbillen

Tab. 4. 3 Bulbillenbildung bei einzelnen Pflanzen der 3. Generation
im Sommer 78

In dieser Tabelle werden nur jene Pflanzen aufgeführt, die herbarisiert
vorliegen und als Belege dienen. (In Tab. 4.1. mit * bezeichnet)

Nummer der Rispe	Pflanze aus	Anzahl Rispen	Bulbillen pro Rispe	Streuung der B bei einer Pfl.	Durch- schnittl. Zahl B/Pfl.
2.	Bulbille A	$\left. \begin{array}{c} 1 \\ 1 \\ 1 \\ 8 \end{array} \right\} 11$	$\begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 0 \end{array}$	0 - 3	0,5
5.	Bulbille M	$\left. \begin{array}{c} 1 \\ 1 \\ 1 \\ 4 \end{array} \right\} 7$	$\begin{array}{c} 1 \\ 12 \\ 13 \\ 0 \end{array}$	0 - 13	3,7
Kreu- zung	Bulbille B	$\left. \begin{array}{c} 1 \\ 1 \\ 1 \\ 4 \end{array} \right\} 7$	$\begin{array}{c} 2 \\ 3 \\ 4 \\ 0 \end{array}$	0 - 4	1,2
3. (2.Schub)	Same A	1	1	1	1

Legende bei Tab. 4.2

Abb. 4.12 Pflanze aus Same A der 3. Rispe (2. Schub)

Abb. 4.13 Pflanze aus der Bulbille M der 5. Rispe

Abb. 4.14 Einzelne Rispen der Pflanze aus Bulbille M der 5. Rispe

Abb. 4.15 Vergrößerte Ausschnitte A, B und C aus Abb. 4.14

Abb. 4.16 Pflanze aus Bulbille B der Kreuzung

Abb. 4.17 Einzelne Rispen der Pflanze aus Bulbille B der Kreuzung

Abb. 4.12 Pflanze aus Same A der 3. Rispe (2. Schub)



1 Rispe mit
einer Bulbil-
le und vielen
chasmogamen
Blüten



Abb. 4.13 Pflanze aus der
Bulbille M der
5. Rispe

4 Rispen mit rein chasmo-
gamen Blüten

3 Rispen mit der Mischform

Abb. 4.14 Einzelne Rispen der Pflanze aus Bulbille M der 5. Rispe

Fotokopie mit Verkleinerung
1 cm



zunehmender Verlaubungsgrad

1 Chasmogame Rispe

2, 3, 4 Verbühtte, chasmogame Rispen

A, B, C Vergrößerte Ausschnitte unter Abb. 4.15

5 Verbühtte Rispe der Mischform (1 B)

6 Verbühtte Rispe der Mischform (12 B)

7 Verbühtte Rispe der Mischform (13 B)

Abb. 4.15 Vergrößerte Ausschnitte
aus Abb. 4.14

Ausschnitt A : Chasmogames Aehrchen



1 mm

Ausschnitt B :
Aehrchen mit
Bulbille

Ausschnitt C :
Mehrere Aehrchen
mit Bulbillen

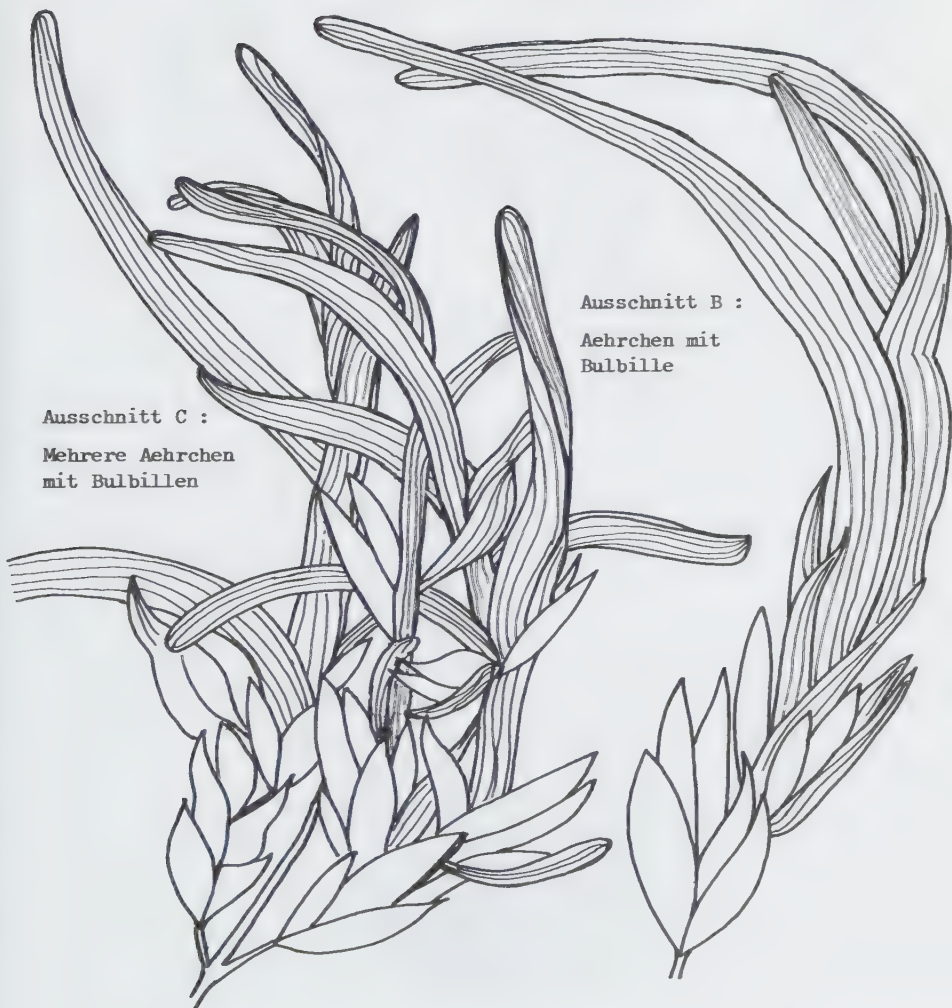


Abb. 4.16 Pflanze aus der Bulbille B der Kreuzung

2 cm



Fotokopie
mit Verkleinerung

Zahlen siehe
Abb. 4.17

Abb. 4.17 Einzelne Rispen der Pflanze aus der Bulbille B der Kreuzung

Fotokopie



- 1, 2, 3, 4 Chasmogame Rispen ohne Bulbillen
5 Rispe der Mischform (2 Bulbillen)
6 Rispe der Mischform (3 Bulbillen)
7 Rispe der Mischform (4 Bulbillen)

4.3.1.3. Zusammenfassung der Beobachtungen und Ergebnisse

In allen drei Generationen weisen die Pflanzen die Mischform auf. Sie vermögen gleichzeitig Samen und Bulbillen zu erzeugen, jedoch in unterschiedlicher Anzahl.

In der 1. Generation wird in zwei aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden je eine einzelne Bulbille an einer Rispe ausgebildet. Daneben entwickeln sich viele chasmogame Blüten an der Pflanze. Die 2. Generation, die aus einer der erwähnten Bulbillen gezüchtet worden ist, zeigt die Fähigkeit zur Bulbillenbildung phänotypisch viel stärker. An einer Rispe der Pflanze können 20 Bulbillen gezählt werden. Es gelingt auch, von der 2. Generation nicht nur eine Reihe Bulbillen, sondern auch einzelne Samen weiterzuzüchten. In der 3. Generation fällt auf, dass vor allem jene Pflanzen vermehrt Bulbillen auszubilden vermögen, die selbst aus Bulbillen gewachsen sind. Die Bulbillenzahl pro Rispe schwankt zwischen 0 und 21. Auch bei diesen Pflanzen sind die chasmogamen Blüten noch weit zahlreicher als die Bulbillen. Bei den 9 jungen Pflanzen, die aus Samen gekeimt sind, zeigt nur eine einzige das gleiche Phänomen der Bulbillenbildung wie ihre Mutterpflanze. Es wächst auch nur eine Bulbille an der Rispen Spitze. Zwei weitere Pflanzen, die fertil sind, weisen nur chasmogame Blüten auf. Die restlichen 6 Pflanzen sind in der ersten Vegetationsperiode nicht fertil.

Mehrmals kann festgestellt werden, dass Einzelbulbillen immer an der Spitze der Rispe wachsen. Werden mehrere Bulbillen pro Rispe ausgebildet, sind sie immer gegen das obere Rispenende zu finden. Bei den einzelnen Aehrchen ist es immer die zuletzt ausgebildete "Blüte", die zur Bulbille auswächst.

Wenn solche Bulbillen zu jungen Pflanzen heranwachsen sollen, bedürfen sie einer besonderen Pflege. Alle Bulbillen, die den ersten Winter überlebt haben, sind bereits im ersten Sommer fertil, während dies bei den Pflanzen, die aus Samen gezüchtet worden sind, nur beim kleineren Teil der Fall ist.

4.3.2. Weitere Stöcke mit Einzelbulbillen

4.3.2.1. Schema

Tab. 4.4

S ₇₅	S ₇₆	S ₇₇	S ₇₈	Generation
Sch ② (Samen)	→ C	→ C	→ C	1.
	↓ S ② /C/S (Samen)	→ C und B	→ C	2.
		↓ 1 Bulbille +		3.
	B ₂ (Stock)	→ C	→ C und B	1.
		↓ 1 Bulbille +		2.

4.3.2.2. Beschreibung und Diasporbildung

S ② /C/S

Im Sommer 75 werden Samen am Schiebenchnölili eingesammelt und ausgesät. Daraus wächst die Pflanze Sch ②, die im Sommer 76 chasmogame Blüten entwickelt und Samen ansetzt. Ein Nachkomme aus diesen Samen ist die Pflanze S ②/C/S, die den Winter 76/77 im Freiland des Botanischen Gartens verbringt. Im Sommer 77 erzeugt sie neben vielen chasmogamen Blüten eine einzelne Bulbille am oberen Ende einer Rispe. Bald nach dem Einpflanzen stirbt die Bulbille jedoch ab. Im Sommer 78 werden nur chasmogame Blüten ausgebildet, nachdem die Pflanze wiederum im Freiland überwintert hat.

B₂

Der Stock B₂ wird im Sommer 76 vom Saflieschpass im Binntal in einen Topf in den Botanischen Garten verpflanzt. Zu dieser Zeit weist er Rispen mit rein chasmogamen Blüten auf. Er überwintert im Freiland. Im Sommer 77 entwickelt er neben vielen chasmogamen Blüten eine vereinzelte Bulbille am oberen Ende einer Rispe. Die Bulbille wird eingesetzt und im kälteren Gewächshaus gepflegt. Schon Ende August ist sie abgestorben. Der Mutterstock überwintert wieder im Freiland, erzeugt jedoch im Sommer 78 keine weiteren Bulbillen mehr.



Abb. 4.19 Rispe mit Einzelbulbille
der Pflanze B₂

Abb. 4.18 Rispe mit Einzelbulbille
der Pflanze S②/C/S



4.3.2.3. Beobachtungen und Ergebnisse

Die erste beschriebene Pflanze, deren Vorfahren vom Schiebenchölli am Mattstock stammen, ist schon im ersten Jahr nach der Aussaat fertil. Sie bildet neben vielen chasmogamen Blüten an einer Rispen spitze eine Einzelbulbille aus. Die gleiche Erscheinung ist bei einem Stock aus dem Binnthal im ersten Sommer im Garten zu beobachten. Die beiden einzelnen Bulbillen der beiden Stöcke werden im kälteren Gewächshaus zu züchten versucht. Sie sterben beide rasch ab.

4.4. Rispen mit mehreren Bulbillen

4.4.1. Erste Serie und ihre Nachkommen

4.4.1.1. Beschreibung

⊗ 1 und ⊗ 2

Die beiden Pflanzen werden Ende April 76 am Wegrand eines geräumten Beetes der Graskultur im Botanischen Garten gefunden. Es handelt sich um Nachkommen dieser Kultur. Ob die beiden Pflanzen aus Samen oder Bulbillen hervorgegangen sind, lässt sich nicht eindeutig sagen. Es ist naheliegend, dass es sich um Bulbillen handeln muss. Beide Stöcke haben zu diesem Zeitpunkt Rispen der Mischform entwickelt. Im Gegensatz zur Rah-Generation sind die Bulbillen bei den einzelnen Rispen recht zahlreich. Es sind daneben auch viele chasmogame Blüten ausgebildet. Die beiden Pflanzen werden ausgegraben und in Töpfe eingepflanzt. Sie werden weitergezüchtet. Von ⊗ 1 werden 24 Bulbillen weiterkultiviert, wovon bald 3 absterben. Von ⊗ 2 überlebt nur eine Bulbille.

Abb. 4.20 und Abb. 4.21 Rispe von ⊗ 1

Abb. 4.22 und Abb. 4.23 Ährchen der Rispe von ⊗ 1

M.W. 1, M.W. 2 und M.W. 3

Im Lawinerverbauungsgebiet am Mattstock werden in der Nähe des 12. Blockes im Juli 76 gleichartige Pflanzen der Mischform wie ⊗ 1 und ⊗ 2 beobachtet. Sie weisen ebenfalls einen starken Verlaubungsgrad auf. Daneben haben sie auch viele chasmogame Blüten ausgebildet. 3 Stöcke dieses Typs werden ausgegraben und in Töpfe in den Botanischen Garten verpflanzt. Pro Stock

Abb. 4.20 Rispe von (x)1



Abb. 4.21 Vergrößerter Ausschnitt der Rispe von (x)1



Abb. 4.22 Aehrchen der Rispe von (x) 1

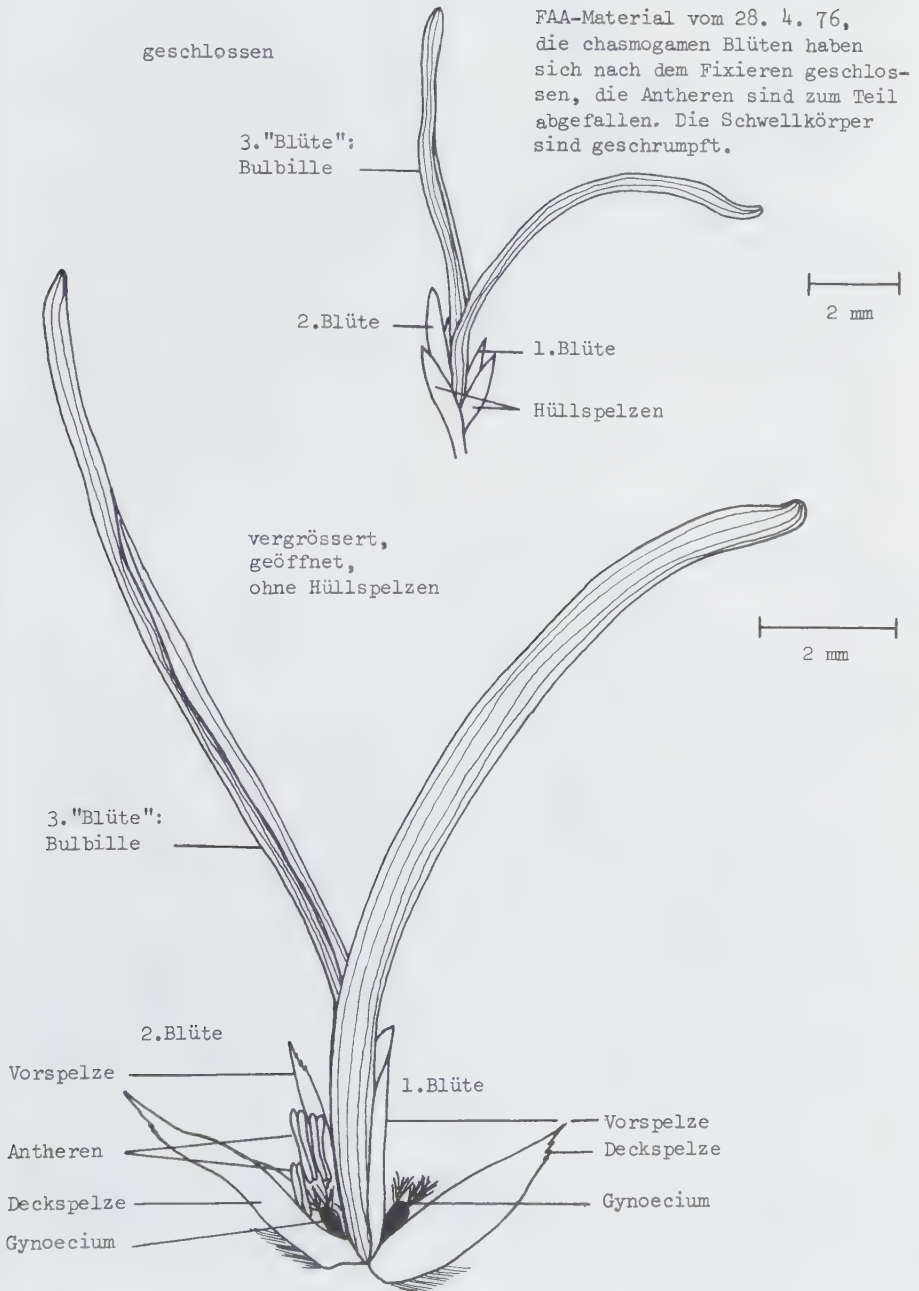
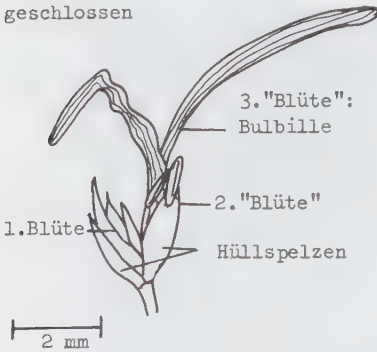


Abb. 4.23 Aehrchen der Rispe von (x)1

geschlossen



FAA-Material vom 28. 4. 76, die chas-
mogamen Blüten haben sich nach dem
Fixieren geschlossen, die Antheren
sind zum Teil abgefallen.

Zusammensetzung des Aehrchens:

Hüllspelzen, geschrumpfte Lodiculae

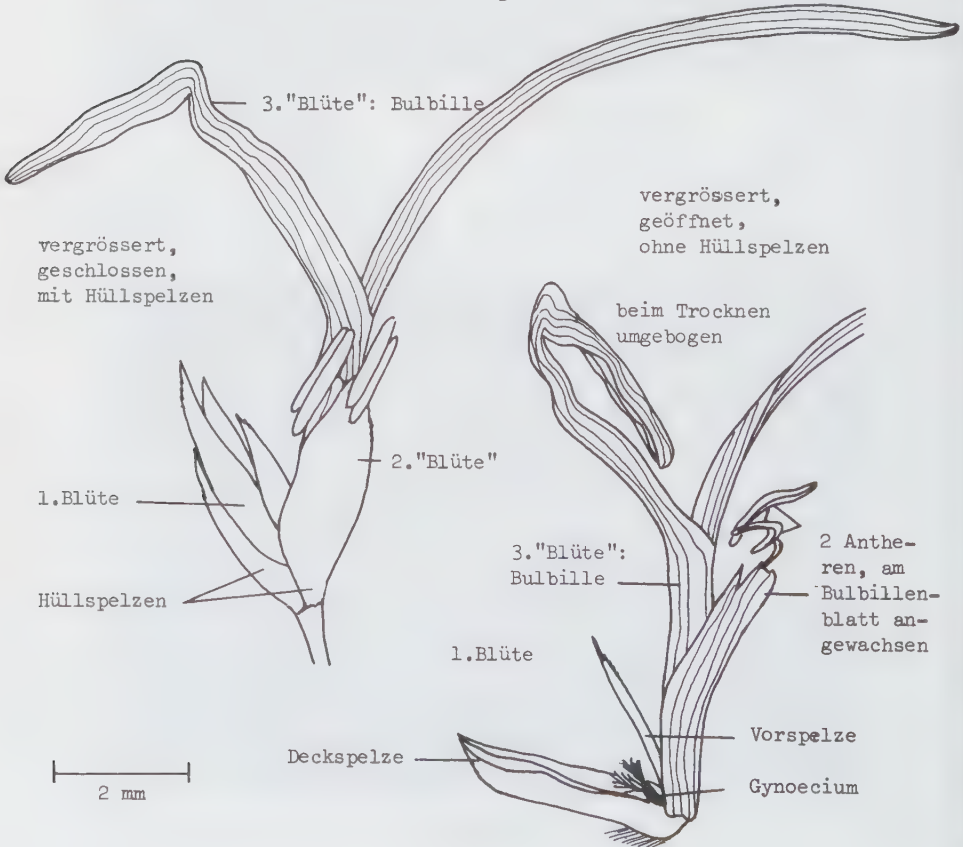
1. Blüte : Deck- und Vorspelze

Gynoeceum

Antheren abgefallen

2. "Blüte": 2 Antheren an einem Bul-
billenblatt, Uebergangs-
stadium Blüte → Bulbille

3. "Blüte": Bulbille



wird je eine Bulbille weitergezüchtet. Die erste Zeit verbringen sie im kälteren Gewächshaus.

4.4.1.2. Versuchsanordnung

Die beschriebenen Stöcke und deren Nachkommen besitzen die Fähigkeit der Mischformbildung. Diese Pflanzen werden während den Winterperioden 76/77 und 77/78 im warmen, im kälteren Gewächshaus und im Freiland des Botanischen Gartens unterschiedlichen Temperaturen ausgesetzt, um deren Einfluss auf die Mischformbildung einlässlicher studieren zu können. Ende September 1977 werden 5 Nachkommen von (x)1 an Wildstandorte im Mattstockgebiet verpflanzt. Dadurch kann gleichzeitig der Einfluss natürlicher Bedingungen auf die Mischformbildung geprüft werden.

4.4.1.3. Resultate

Tab. 4.5

4.4.1.4. Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Zahl der untersuchten Pflanzen ist relativ klein. Daher müssen die Ergebnisse mit Vorsicht betrachtet werden. Dort, wo es sich um einzelne Pflanzen handelt, darf meines Erachtens unter keinen Umständen verallgemeinert werden.

Auffallend ist vorerst, dass sich Pflanzen, die im Freiland des Botanischen Gartens gewachsen sind, von jenen, die an Wildstandorten gefunden worden sind, und ihren Nachkommen in den auftretenden Veränderungen kaum unterscheiden. Es ist höchstens zu bemerken, dass die Pflanzen, die aus Bulbillen der vorhandenen Stöcke gezogen worden sind, auf solche Veränderungen etwas empfindlicher reagieren.

Die Pflanzen der Mischform, die den Winter im warmen Gewächshaus zugebracht haben, bilden in der folgenden Sommerperiode Bulbillen aus oder sind steril. Die Blüten, die Antheren und Gynoeceen haben, öffnen sich nicht. Folglich ist Samenbildung unmöglich. Ist eine Pflanze während der ersten Sommerperiode nicht fertil und überwintert sie darauf im Freiland, vermag sie im zweiten Sommer meist wieder Bulbillen auszubilden. Um die

Tab. 4.5 Resultate

Kombination		Nähere Bezeich- nung	Anzahl Pflanzen mit Diasporbildung								
W _{76/77}	W _{77/78}		S ₇₆	S ₇₇				S ₇₈			Total
				M	M	B	S	M	B	S	
Gw	Gf	Stock	1			1		1		1	
Gf	Gw	"	1		1				1	1	
(W)Gw	Gw	"	1		1				1	1	
(W)Gf	Gf	"	1	1			1			1	
(W)Gk	Gf	"	1	1				1		1	
Gw	Gf	Nachkommen aus Bulb.				1		1		1	
Gf	Gw	"			1				1	1	
Gw	Gw	"		1	1	3		5		5	
Gf	Gf	"		3	5		4	4		8	
Gk	Gw	"		1	1			1	1	2	
Gk	Gf	"		2			2			2	
Gw	W(Walau)	"		1			erodiert			-	
Gw	W(Sch.chn.)	"			1			1		1	
Gw	W(Wannen)	"			1		1			1	
Gk	W(Walau)	"		1			erodiert			-	
Gf	W(Sch.chn.)	"		1					1	1	
Total			5	12	12	5	8	14	5	27	

Legende

W_{76/77} Winterperiode 76/77

S₇₆ Sommerperiode 76

M Mischformbildung

B Bulbillenbildung

S Steril

Gw Warmes Gewächshaus, 15 - 20°C

Gk Kälteres Gewächshaus, ca. 12°C

Gf Freiland, Botanischer Garten

W Wildstandort

Sch.chn. Schiebenchnölili

Mischform auszubilden, das heisst, um neben Bulbillen auch chasmogame Blüten hervorzubringen, bedarf es einer weiteren Erholungsphase im Winter im Freiland oder im kälteren Gewächshaus.

Das kältere Gewächshaus, dessen Temperaturen sich von denen im Freiland nur wenig unterscheiden, dort jedoch konstanter sind und nicht so tief absinken in der Nacht, hat auf die Diasporbildung nur geringen Einfluss. Von 5 untersuchten Pflanzen ist bei dreien keine Veränderung festzustellen, bei zweien werden keine chasmogamen Blüten, nur noch Bulbillen ausgebildet. Die Ursache hierfür muss nicht unbedingt im minimalen Temperaturunterschied liegen.

Der Einfluss des Freilandes erhält oder fördert die Mischformbildung, was hier in den meisten Versuchen bestätigt wird. Nur wenige zeigen Mischformausfall nach einer Ueberwinterung im Freiland. Bei diesen Pflanzen werden auf jeden Fall Bulbillen ausgebildet.

Die Verpflanzung vom Wildstandort in den Garten scheint die Mischformbildung nicht zu beeinträchtigen. Ueber Verpflanzungen vom Garten an Wildstandorte kann in bezug auf die Mischformbildung nichts allgemein Gültiges ausgesagt werden, da nur je eine einzelne Pflanze für eine bestimmte Kombination steht. Eine Pflanze, die den ersten Winter im warmen Gewächshaus verbringt, ein zweites Mal unter viel härteren Bedingungen am Wildstandort überwintert, gelangt im darauffolgenden Sommer 78 zur Mischformbildung. Der Standort Wannen ist bereits bei anderen Versuchsanordnungen aufgefallen durch Bildung von Mischformen.

4.4.2. Zweite Serie und ihre Nachkommen

4.4.2.1. Schema

Tab. 4.6

4.4.2.2. Beschreibung und Diasporbildung

Mattstockweg, 1. Stock und Nachkommen

Im Juli 77 wird im Lawinenverbauungsgebiet am Mattstock in südlich exponierter Lage am Wegrand oberhalb der zweiten grossen Rechtskurve ein einzelner Stock der Mischform gefunden. Er wird ausgegraben und in einen Topf

Tab. 4.6 Zweite Serie und ihre Nachkommen

S ₇₇		S ₇₈	Generation
Mattstock- weg, 1. Stock → C und B (17 Bulb.)	→ C → +		1.
6 Pflanzen (2. Rispe) 4 Pflanzen (3. Rispe) 7 Pflanzen (4. Rispe)	→ C und B → C → C und B → steril → C und B (*B, *C) → steril	: 6 Pfl. : 1 Pfl. : 2 Pfl. : 1 Pfl. : 6 Pfl. : 1 Pfl.	2.
Mattstock- weg, 2. Stock → C und B (10 Bulb.)	→		1.
10 Pflanzen (1. Rispe)	→ C → C und B(*G)	: 1 Pfl. : 9 Pfl.	2.
Mattstock- weg, 3. Stock → C und B (1 Bulbille)	→		1.
1 Pflanze (1. Rispe)	→ C	: 1 Pfl.	2.

Legende

S	Sommerperiode	*	Protokoll und Herbar der Pflanze
C	Chasmogame Blüten	+	Abgestorbene Pflanze
B	Bulbillen	B, C	Stockbezeichnungen

in den Botanischen Garten verpflanzt. Zu dieser Zeit weist der Stock 6 Rispen auf. Alle weisen die Mischform auf, jedoch mit unterschiedlichem Verlaubungsgrad. Von den 50 gezählten Bulbillen werden 36 weitergezüchtet. Es überleben gesamthaft nur 17, obwohl sie im kälteren Gewächshaus sorgfältig gepflegt werden. Der Stock selbst überwintert von 77 auf 78 im Freiland des Gartens. Im Sommer 78 bildet er ausschliesslich chasmogame Blüten aus. Gegen den Herbst stirbt er ab.

Tab. 4.7 Nachkommen

Rispe	Gezählte Bulbillen	Eingepflanzte Bulbillen	Ueberlebende Pflanzen
1.	7	7	0
2.	12	12	6
3.	9	9	4
4.	8	8	7
5.	12	0	0
6.	2	0	0
6 Rispen	50	36	17

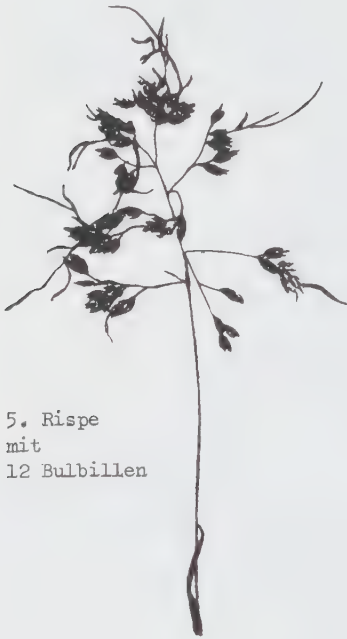


Abb. 4.24 Mattstockweg,
1. Stock

Abb. 4,25 Mattstockweg, 1. Stock



Fotokopie



5. Rispe
mit
12 Bulbillen



6. Rispe
mit
2 Bulbillen

Mattstockweg, 2. Stock, 3. Stock und Nachkommen

Kurz nach dem 1. Stock habe ich am Mattstockweg am gleichen Standort 4 weitere Stöcke der Mischform gefunden. Die Stöcke sind jedoch nicht verpflanzt worden. Pro Stock wird eine Rispe mit Bulbillen mitgenommen. Die Bulbillen werden eingepflanzt und im kälteren Gewächshaus zu züchten versucht. Die Bulbillen von 2 Rispen überleben nicht. Diese Pflanzen sind daher im Schema nicht aufgeführt. Von den 16 Bulbillen wachsen 11 zu jungen Pflänzchen heran. Die 4 Stöcke im Feld können leider im Sommer 78 nicht nachkontrolliert werden, da sie nicht speziell markiert worden sind.

Tab. 4.8 Nachkommen

Rispe	Gezählte Bulbillen	Eingepflanzte Bulbillen	Ueberlebende Pflanzen
des 2. Stockes	13	13	10
des 3. Stockes	1	1	1
des 4. Stockes	1	1	0
des 5. Stockes	1	1	0
4 Rispen	16	16	11

4.4.2.3. Diasporbildung der 2. Generation im Sommer 78

Tab. 4.9 (Legende bei Tab. 4.10)

Mutter- pflanze	Pflanze aus Bulbille	Anzahl Rispen total	Rispen mit B und C	Rispen mit C	Anzahl Bulbillen total	Streuung der B bei einer Pfl.
Matt- stock- weg, 1.Stock 2.Rispe	A	2	1	1	6	1 - viele
	B	1	1	0	wenig	
	C	5	4	1	7 - 40	
	E	1	1	0	9	
	F	4	3	1	viel	
	G	2	2	0	mittel	
1.Stock 3.Rispe	B	0	0	0	0	0 - 30
	E	1	0	1	0	
	F	4	3	1	30	
	G	1	1	0	wenig	
1.Stock 4.Rispe	A	2	1	1	wenig	4 - sehr viele
	B	3	2	1	ca. 130	
	C	5	4	1	4 - viele	
	D	1	1	0	mind. 50	
	E	0	0	0	0	
	F	3	3	0	46 - 100	
	G	1	1	0	mind. 50	
2.Stock 1.Rispe	A	2	2	0	viel	0 - viele
	B	3	3	0	viel	
	C	4	4	0	viel	
	D	2	1	1	21	
	E	1	0	1	0	
	F	1	1	0	17	
	G	3	3	0	13 - 54	
	H	1	1	0	viel	
	J	1	1	0	viel	
	K	4	4	0	viel	
3.Stock 1.Rispe	A	3	0	3	0	0

Tab. 4.10 Bulbillenbildung bei einzelnen Pflanzen der 2. Generation
im Sommer 78

In dieser Tabelle werden nur jene Pflanzen aufgeführt, die herbarisiert
vorliegen und als Belege dienen. (In Tab. 4.6 mit * bezeichnet)

Bezeichnung	Pflanze aus	Anzahl Rispen	Bulbillen pro Rispe	Streuung der B bei einer Pfl.	Durchschnittl. Zahl B/Pfl.
1.Stock 4.Rispe	Bulbille B	1 } 1 } 3 1 }	41 ca.130 0	0 bis sehr viele	sehr viele
1.Stock 4.Rispe	Bulbille C	1 } 1 } 1 } 5 1 } 1 }	4 11 21 30 0	0 - 33	13,2
2.Stock 1.Rispe	Bulbille G	1 } 1 } 3 1 }	13 28 54	13 - 54	31,6

Legende zu Tab. 4.9 und Tab. 4.10

- C Chasmogame Blüten wenig : Bulbillenzahl zwischen 20 und 50
B Bulbillen mittel: ca. 50 Bulbillen
 viel : Bulbillenzahl zwischen 50 und 100
 sehr viel: mehr als 100 Bulbillen

Die Rispen, die bei den einzelnen Stöcken zur Zeit der Kontrolle nicht
voll entwickelt sind, werden in den Angaben nicht berücksichtigt.

Abb. 4.26 Pflanze aus Bulbille B des 1. Stockes der 4. Rispe

Abb. 4.27 Einzelne Rispe der Pflanze aus Bulbille B des 1. Stockes der 4.R.

Abb. 4.28 Pflanze aus Bulbille C des 1. Stockes der 4. Rispe

Abb. 4.29 Pflanze aus Bulbille G des 2. Stockes der 1. Rispe

Abb. 4.30 Einzelne Rispen der Pflanze aus Bulbille C des 1. St. der 4. R.

Abb. 4.31 Vergrösserte Ausschnitte A, B und C aus Abb. 4.30



Abb. 4.26 Pflanze aus Bulbille B des 1. Stockes der 4. Rispe



Abb. 4.27 Einzelne Rispe des obigen Stockes mit 41 Bulbillen (1)



Abb. 4.28 Pflanze aus Bulbille C des 1. Stockes der 4. Rispe

Abb. 4.29 Pflanze aus Bulbille G des 2. Stockes der 1. Rispe

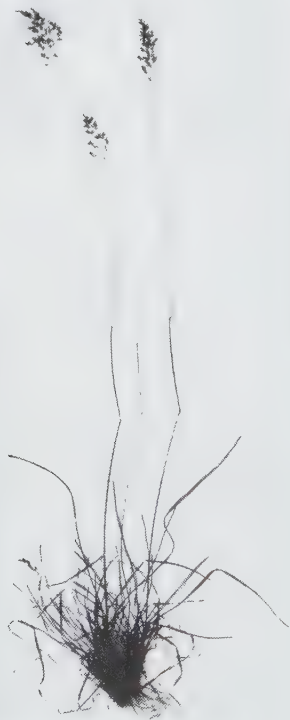


Abb. 4.30 Einzelne Rispen der Pflanze aus Bulbille C des 1. Stockes der 4. Rispe

Fotokopie

1 cm



zunehmender Verlaubungsgrad

- 1 Nicht entfaltete Rispe
- 2 Entfaltete, noch nicht blühende Rispe
- 3 Chasmogame Rispe mit 4 Bulbillenansätzen
- 4 Verkrüppelte, chasmogame Rispe mit ca. 10 Bulbillenansätzen

5 Chasmogame Rispe mit 13 Bulbillen am oberen Rispenende

6 Chasmogame Rispe mit 15 Bulbillen an den Enden der Rispenäste

3, 4, 5, und 6 Ausbildung der Mischform

A, B und C Vergrösserte Ausschnitte unter Abb.4.29

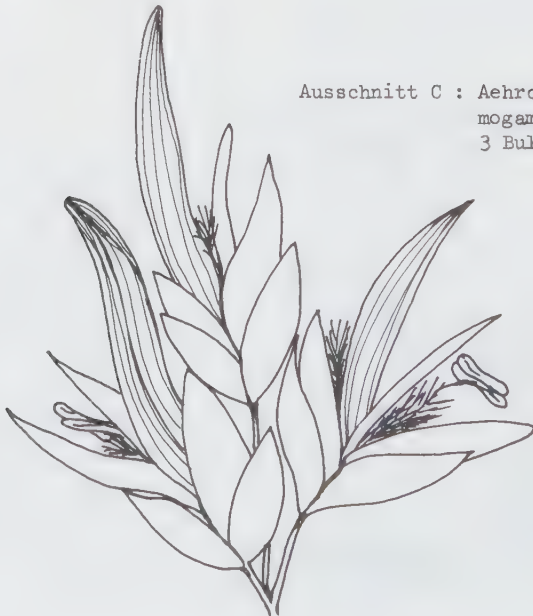
Abb. 4.31 Vergrößerte Ausschnitte aus Abb. 4.30



Ausschnitt A : Aehrchen mit geschlossenen Blüten und einer Bulbille



Ausschnitt B : Aehrchen mit chasmodogamen Blüten und einer Bulbille



Ausschnitt C : Aehrchen mit chasmodogamen Blüten und 3 Bulbillen

4.4.2.3. Zusammenfassung der Beobachtungen und Ergebnisse

Die 3 Stöcke vom Mattstockweg weisen bei den Rispen die Mischform auf. Die Nachkommen, aus Bulbillen dieser Stöcke gezüchtet, zeigen dieses Phänomen der Mischformbildung in ausgesprochen grosser Streuung.

Der 1. Stock weist pro Rispe durchschnittlich 8 Bulbillen auf. Von den 17 Nachkommen sind nur zwei im ersten Sommer nicht fertil. Von den übrigen 15 Pflanzen bilden 14 die Mischform aus. Nur eine Pflanze weist rein chasmogame Blüten auf. Bei diesen 15 Pflanzen werden total 36 Rispen ausgebildet im Verlaufe des Sommers 78. 8 davon sind ausschliesslich chasmogam, während 28 die Mischform ausgebildet haben. Die Zahl der Bulbillen bei den einzelnen Rispen schwankt zwischen 0 und 130.

Die einzelne Rispe des 2. Stockes hat 13 Bulbillen ausgebildet, die weitergezüchtet werden. 9 der 10 Nachkommen weisen die Mischform auf im Sommer 78. Eine Pflanze ist rein chasmogam. Es fällt auf, dass alle 10 zur Diasporbildung gelangen. Von den 22 gezählten Rispen sind 20 vom Typ der Mischform. Die Bulbillenzahl pro Rispe variiert von 17 bis über 100.

Die Pflanze, die aus der Einzelbulbille vom 3. Stock gewachsen ist, erzeugt im ersten Sommer nur Rispen mit chasmogamen Blüten.

4.5. Untersuchungen an Material von Wildstandorten

4.5.1. Einzelne Rispe

4.5.1.1. Material und Methode

Im Juli 76 wird die Rispe am Mattstockweg eingesammelt und in FAA fixiert. Zu diesem Zeitpunkt hat sie neben Bulbillen viele chasmogame Blüten ausgebildet. Die Antheren sind zum Teil abgefallen. Die Rispe wird mit Hilfe der Stereolupe untersucht.

4.5.1.2. Resultate

Tab. 4.11

Anzahl Aehrchen	Anzahl Blüten		Letzte "Blüte"= Bulbille	Blüten mit Antheren u. Gynoeceen	Blüten ohne Antheren und Gynoeceen
	pro Aehrchen	total			
21	3	63	21	42	0
3	3	9	3	4	2
4	2	8	4	4	0
4	2	8	0	4	4
7	2	14	0	14	0
6	1	6	0	6	0
45	—	108	28	74	6

Abb. 4.32 - Abb. 4.35

4.5.1.3. Zusammenfassung der Beobachtungen und Ergebnisse

Die ganze Rispe enthält 45 Aehrchen und 28 Bulbillen. Rund die Hälfte aller Aehrchen weist drei Blüten auf. Die dritte Blüte ist in allen untersuchten Fällen eine Bulbille. Nur 4 der zweiblütigen Aehrchen weisen eine Bulbille als letzte Blüte auf. Bei ein- oder zweiblütigen Aehrchen ist Bulbillenbildung eine Seltenheit.

4.5.2. Grösseres Areal im Lawinenschutzgebiet

4.5.2.1. Material und Methode

Im Juli 78 werden im Lawinenschutzgebiet am Mattstockweg massenhaft Mischformen entdeckt. Die Rispen weisen vollentwickelte, chasmogame Blüten und unterschiedlich viele Bulbillen auf. Es wird Material von zwei verschiedenen Standorten eingesammelt, die rund hundert Meter Höhendifferenz haben. An den beiden südlich exponierten Stellen werden auf je einer Fläche von $30 \times 10 \text{ cm}^2$, 30 cm in Wegrichtung und 10 cm in die geschlossene Pflanzendecke hinein, Stöcke ausgegraben und eine Anzahl einzelner Pflanzen und Rispen eingesammelt. Zu diesem Zeitpunkt sind die Halme beim unteren

Abb. 4.32 Aehrchen mit 2 chasmogamen Blüten (FAA-Material)
geöffnet

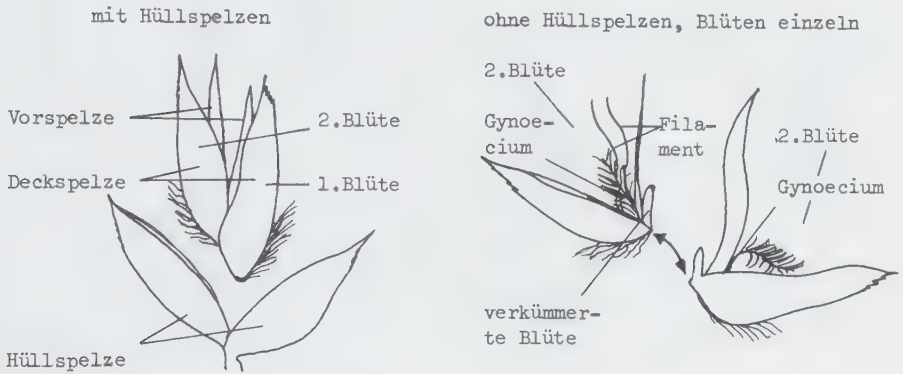


Abb. 4.33 Aehrchen mit 1 chasmogamen Blüte und 1 Bulbille (FAA-Material)

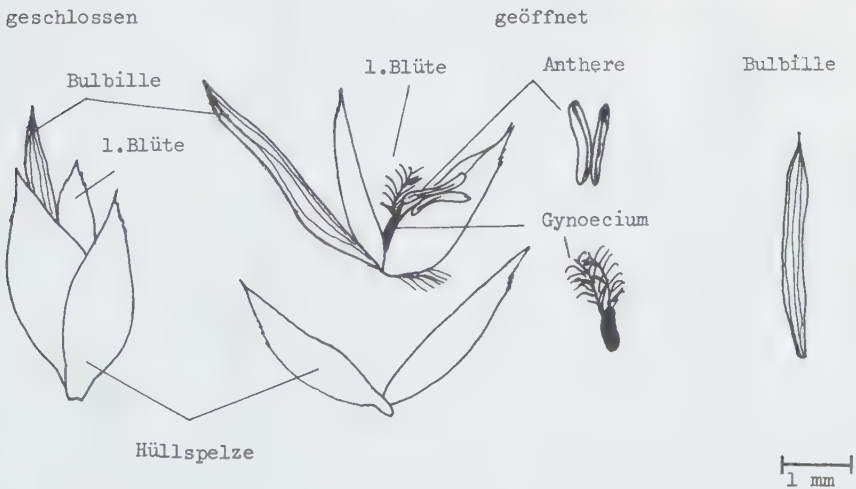


Abb. 4.32, 4.33, 4.34 und 4.35: Pro Blüte je zwei geschrumpfte Schwellkörper

Abb. 4.34 Aehrchen mit 2 chasmogamen Blüten und 1 Bulbille (FAA-Material)

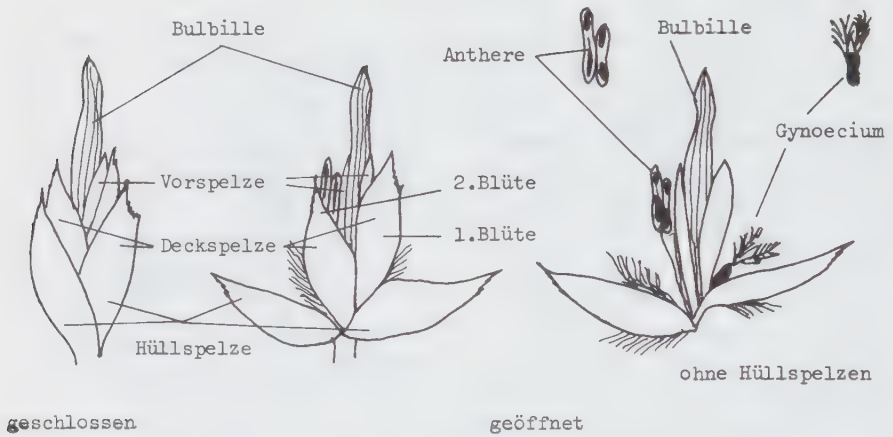
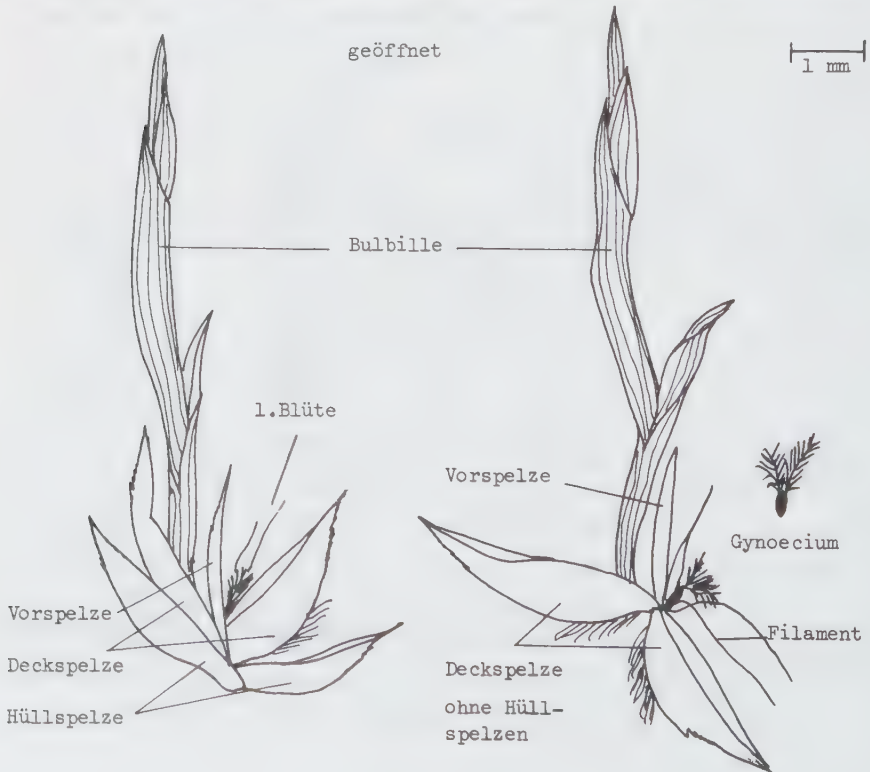


Abb. 4.35 Aehrchen mit 1 chasmogamen Blüte und 1 Bulbille (FAA-Material)



Standort bereits dürr, während sie beim oberen noch grün sind. Die chas-
mogamen Blüten und Bulbillen sind an beiden Standorten ungefähr im gleichen
Entwicklungsstadium. Einzelne Pflanzen und vereinzelt Rispen werden auch
in der näheren Umgebung der beiden Standorte eingesammelt, wo die Mischform
auftritt. Die beiden Stöcke, einzelne Pflanzen und eine Reihe Rispen wer-
den herbarisiert und dienen als Belege. An diesem Material wird die Varia-
bilität der Bulbillenzahl pro Rispe untersucht. Zwischen den beiden Stand-
orten werden Vergleiche angestellt.

4.5.2.2. Genaue Standortangaben

Kartenausschnitt Abb. 4.36

Skizzen der Standorte Abb. 4.37

4.5.2.3. Bulbillenauszahlungen

Tab. 4.12 Stöcke

Nummer der Rispe	Bulbillenzahl pro Rispe	
	Unterer Standort	Oberer Standort
1.	16	19
2.	3	11
3.	7	7
4.	9	23
5.	20	4
6.	10	2
7.	28	3
8.	18	25
9.	11	1
10.	9	22
10 Rispen pro Stock	131	117
Durchschnittliche Bul- billenzahl pro Rispe	13	12
Streuung	3 - 28	1 - 25

Abb. 4.36 Standorte im Lawinenschutzgebiet

Grundkarte : Landeskarte 1:25'000, Blatt 1134, Ausschnitt Mattstock

Perimeter 728'00-730'000/225'000-226'00

Reproduktion: Vergrößerung

mit Erlaubnis der Eidg. Landestopographie vom 3. 9. 1979

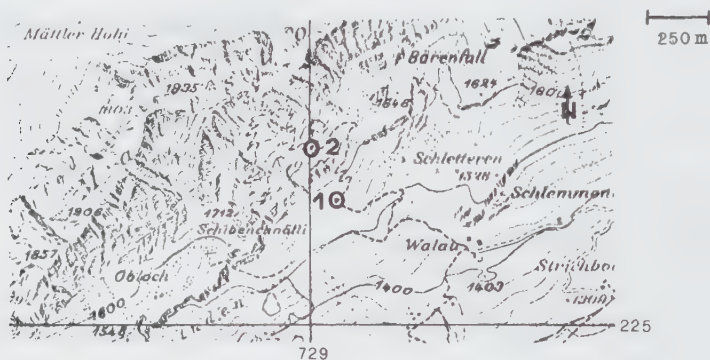


Abb. 4.37 Skizzen der Standorte

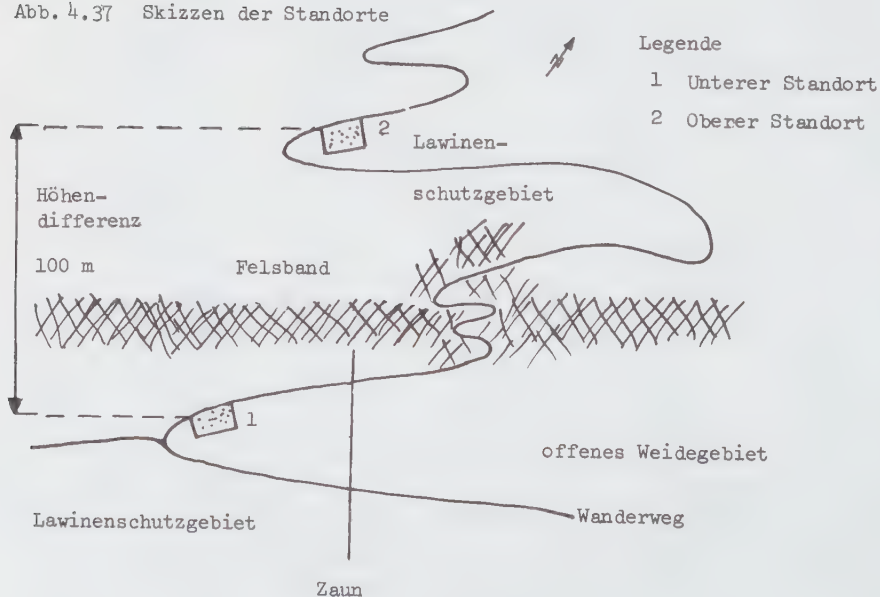




Abb. 4.38 Stock des unteren
Standortes



Abb. 4.39 Stock des oberen
Standortes

Tab. 4.13 Einzelne Rispen der beiden Standorte

Bulbillenzahl pro Rispe	Anzahl Rispen	
	Unterer Standort	Oberer Standort
1	7	0
2	4	1
3	2	0
4	2	0
5	2	1
6	0	1
7	0	2
12	1	1
13	1	1
15	1	0
16	0	1
26	0	1
32	0	1
38	0	1
43	0	1
50	0	1
Rispenzahl total	20	13
Durchschnittliche Bulbillenzahl pro Rispe	4	20
Streuung	1 - 15	2 - 50

Bulbillenzahlen bei einzelnen Rispen aus der Umgebung der Standorte



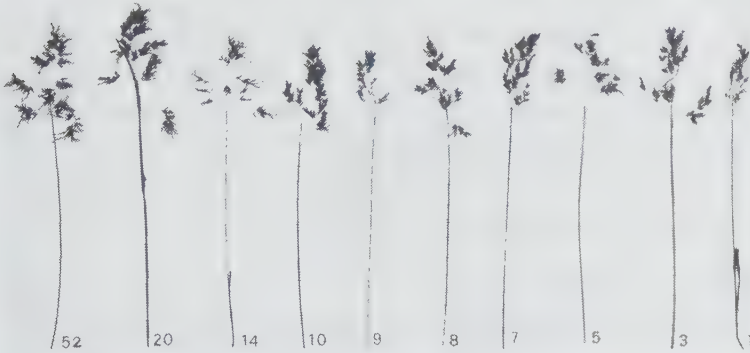
abnehmender Verlaubungsgrad

10 untersuchte Rispen mit total 129 Bulbillen

Durchschnittliche Bulbillenzahl pro Rispe 13

Streuung 1 - 52

Abb. 4.40 Einzelne Rispen aus der Umgebung der beiden Standorte



52, 20, 14 etc. Bulbillenzahl pro Rispe

4.5.2.4. Zusammenfassung der Beobachtungen und Ergebnisse

Die durchschnittlichen Bulbillenzahlen der beiden Stöcke und der einzelnen Rispen der beiden Standorte decken sich keineswegs. Bei den beiden Stöcken ist sie etwa gleich hoch, während bei den einzelnen Rispen der untere Standort mit 4 gegenüber dem oberen Standort mit 20 sehr tief liegt. Dasselbe gilt für die Streuung. Der untere Standort weist bei den Rispen eine weit geringere Streuung auf als bei den Stöcken, indes der obere Standort bei den Rispen eine auffallend grosse Streuung zeigt.

Die Untersuchung an einzelnen Rispen aus dem gesamten Areal der beiden Standorte scheint diese einzelnen Angaben ins richtige Licht zu rücken. Die wahllos eingesammelten Rispen ergeben eine durchschnittliche Bulbillenzahl pro Rispe von 13, was den Ergebnissen der beiden Stöcke entspricht. Die Streuung von 1 bis 52 dagegen entspricht dem Streuungswert der Einzelrispen des oberen Standortes.

Sehr häufig auftretende Mischformen können im Juli 78 auch am Bärenfallhang beobachtet werden. Auffallend hoch ist die durchschnittliche Bulbillen-

zahl pro Rispe. Sie übersteigt 30 in den meisten Fällen, oft liegt sie sogar weit über 100. Zum Teil haben diese beobachteten Mischformen auf Bärenfall nur noch wenige chasmogame Blüten neben sehr vielen Bulbillen. Bei den untersuchten Pflanzen am Mattstockweg ist dieses Verhältnis umgekehrt. Genaue Auszählungen von chasmogamen Blüten habe ich nicht durchführen können, da die heraushängenden Antheren der chasmogamen Blüten beim Einsammeln und Fixieren sehr häufig abfallen.

4.5.3. Populationen im Mattstockgebiet

4.5.3.1. Material und Methode

Von den 28 Populationen im Mattstockgebiet (siehe Abb. 3.4) wird im Juli 77 innerhalb von zwei Tagen Material von bulbillenbildenden Pflanzen eingesammelt, in FAA fixiert und anschliessend mit der Stereolupe quantitativ und qualitativ untersucht. Bei der 15. Population auf der Hinterhöhi kann kein Material mehr gefunden werden. Pro Population werden je 50 Aehrchen auseinandergenommen. Die Anzahl Blüten pro Aehrchen wird ausgezählt. In diesen Zahlen sind auch die Bulbillen und die Uebergangsstadien zwischen Blüten und Bulbillen eingeschlossen. Diesen sogenannten Uebergangsstadien wird bei der Untersuchung besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Die Ergebnisse der Auszählung sowie einzelne Zeichnungen der Uebergangsstadien liegen vor. Neben dem fixierten Material werden gleichzeitig von jeder Population auch einige Rispen im frischen Zustand eingesammelt und auf Mischformbildung geprüft. Diese Untersuchung wird ebenfalls mit Hilfe der Stereolupe durchgeführt.

4.5.3.2. Resultate

Tab. 4.14 Resultate

Abb. 4.41 Mischformen (Werte aus Tab. 4.14)

Abb. 4.42 Uebergangsstadien (Werte aus Tab. 4.14)

Abb. 4.43 und Abb. 4.44 Südhänge mit Uebergangsstadien

Abb. 4.45 - 4.48 Uebergangsstadien einzelner Populationen

Tab. 4.14

Population		Exposition	Aehrchen total	Anzahl Blüten pro Aehrchen					Misch- formen	Uebergangs- stadien
Nr.	Bezeichnung des Standortes			1	2	3	4	5		
1.	Niederschlagwald	SO	50	1	28	18	3	0	+	0
2.	Bärenfallweg	S-SO	50	2	26	21	1	0	++	0
3.	Schiebenhölli	SW	50	2	30	18	0	0	+++	0
4.	Oberfurgglen-Ost	S	50	1	3	26	20	0	+	2
5.	Oberfurgglen-West	W	50	9	8	20	13	0	+	0
6.	Unterfurgglen	S	50	8	6	16	13	7	+	4
7.	Brendi	S	50	12	25	12	1	0	+	0
8.	Schlemmenboden-Nord	NO	50	1	2	20	27	0	+	1
9.	Schlemmenboden-Süd	S	50	0	24	19	7	0	+	7
10.	Strichboden	S	50	9	26	1	13	1	+	8
11.	Ränzletten	W	50	15	23	7	5	0	+	0
12.	Brunnenegg	W	50	8	16	19	7	0	+	0
13.	Blaggenboden	SW	50	1	16	23	10	0	+	0
14.	Hintermatt	SW	50	2	10	22	16	0	+	0
15.	Hinterhöhi (ausgerottet)	SO	-	-	-	-	-	-	-	-
16.	Knutze	O	50	2	14	23	10	1	+	2
17.	Tros	NO	50	0	18	14	18	0	+	0
18.	Wannen	N	50	10	29	11	0	0	++	14
19.	Vordermatt	N-NW	50	33	14	3	0	0	++	2
20.	Unterhalb Bärenfall	SO	50	3	14	30	3	0	+	4
21.	Bärenfallgrat	S	50	3	10	23	14	0	+	10
22.	Mattstock unter dem Hüttli	S	50	0	15	35	0	0	+	9
23.	Walau	S	50	0	14	23	12	1	++	0
24.	Rah bei den Hütten	O	50	11	34	2	3	0	+	2
25.	Mättler-Höhi	NW	50	7	32	11	0	0	+	0
26.	Oberhalb Unterfurgglen	SW	50	6	16	12	6	10	+	4
27.	Mattstockweg	S	50	1	17	21	11	0	++	2
28.	Gäudig	SW	50	0	3	9	33	5	+	0
27 Populationen : Aehrchen		Anzahl in %	1350 100	147 10,9	473 35,1	459 34	246 18,2	25 1,8		71 5,3

+ Vereinzelttes Auftreten ++ Häufiges Auftreten +++ Sehr häufiges Auftreten der Mischform

Abb. 4.41 Mischformen (Werte aus Tab. 4.14)

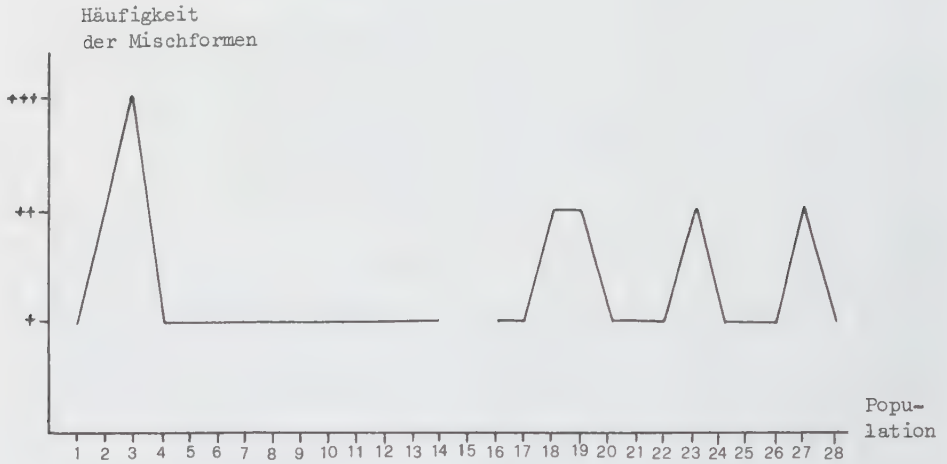


Abb. 4.42 Uebergangsstadien (Werte aus Tab. 4.13)

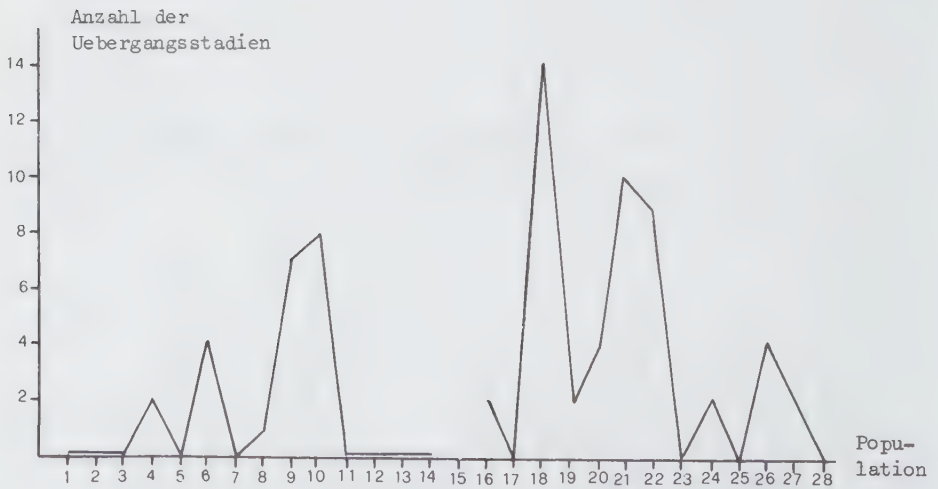


Abb. 4.43 Bärenfall-Südhang



- 20. Population: Unterhalb
Bärenfall
- 21. Population: Bärenfallgrat
- 22. Population: Mattstock
unter dem
Hüttli
- 27. Population: Mattstockweg

Bei diesen 4 Populationen mit
südlicher Exposition treten
auffallend häufig Uebergangs-
stadien auf.

(Werte siehe Tab. 4.14)

Abb. 4.44 Mattstock-Südhang

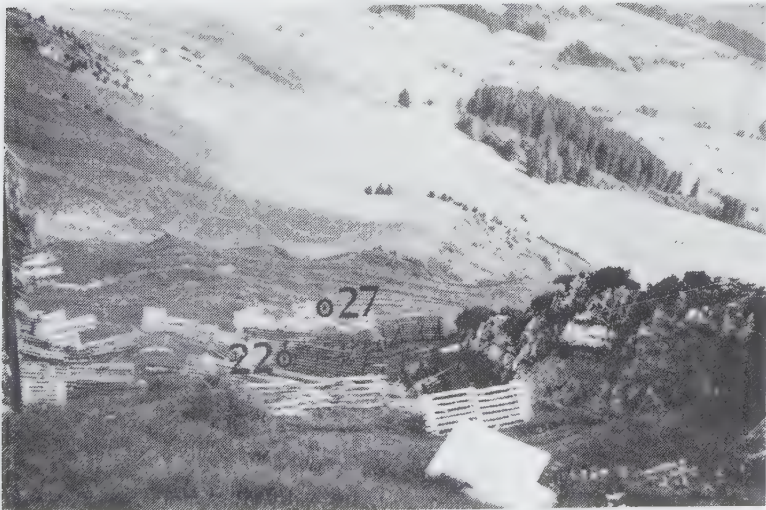


Abb. 4.45 Uebergangsstadium der 8. Population : Unterfurgglen (FAA-Material)

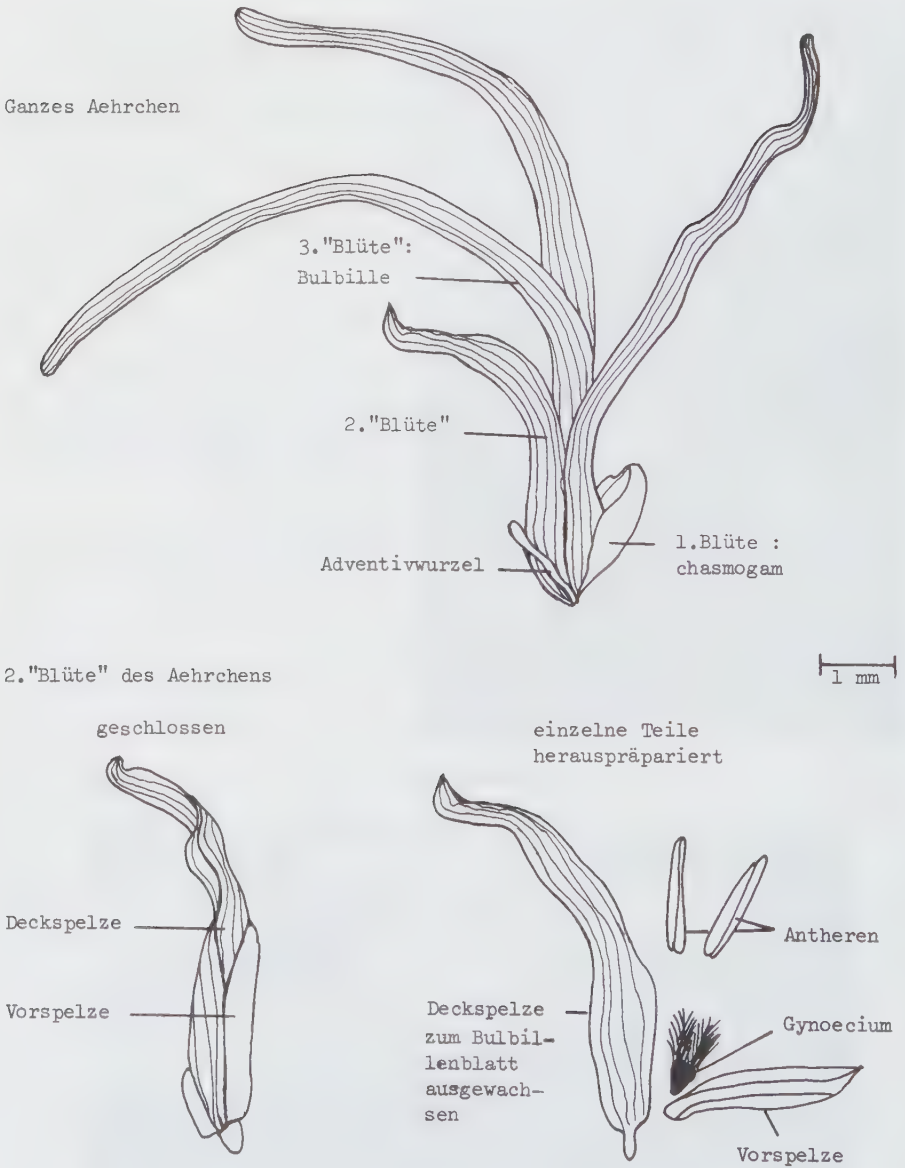


Abb. 4.46 Uebergangsstadium der 18. Population : Wannen (FAA-Material)

Ganzes Aehrchen

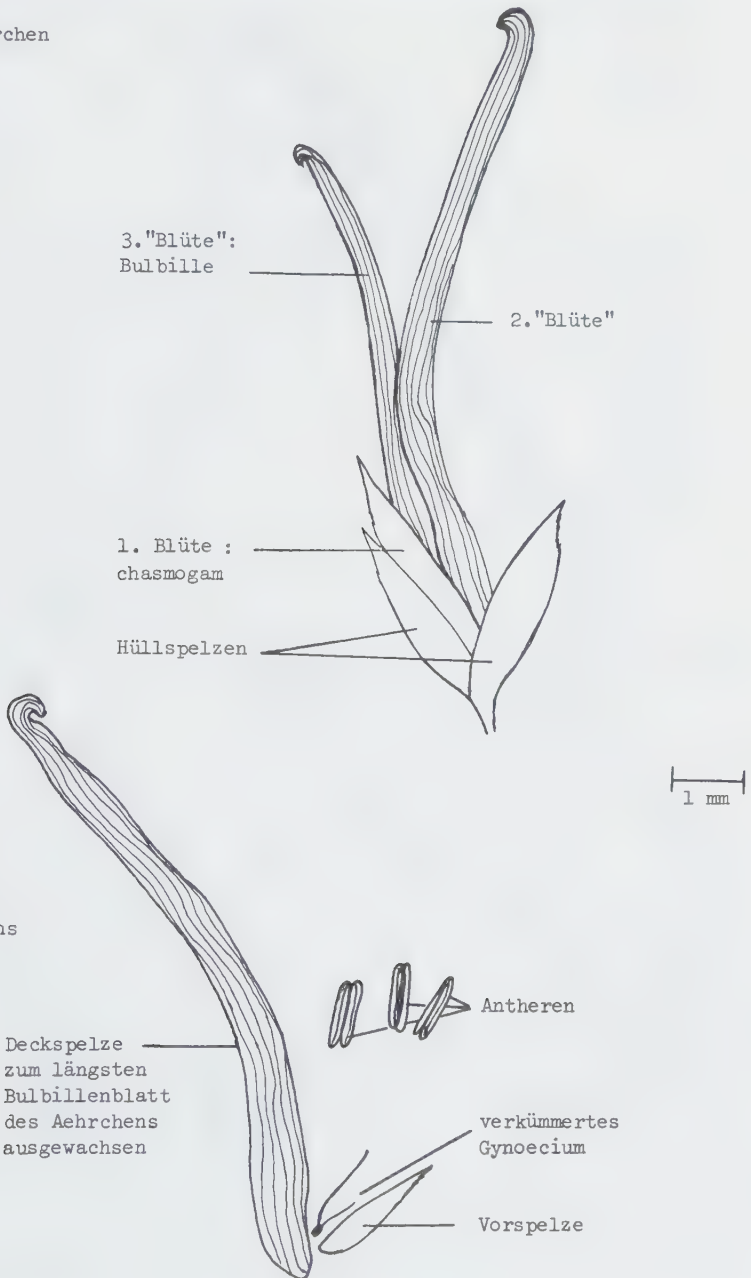
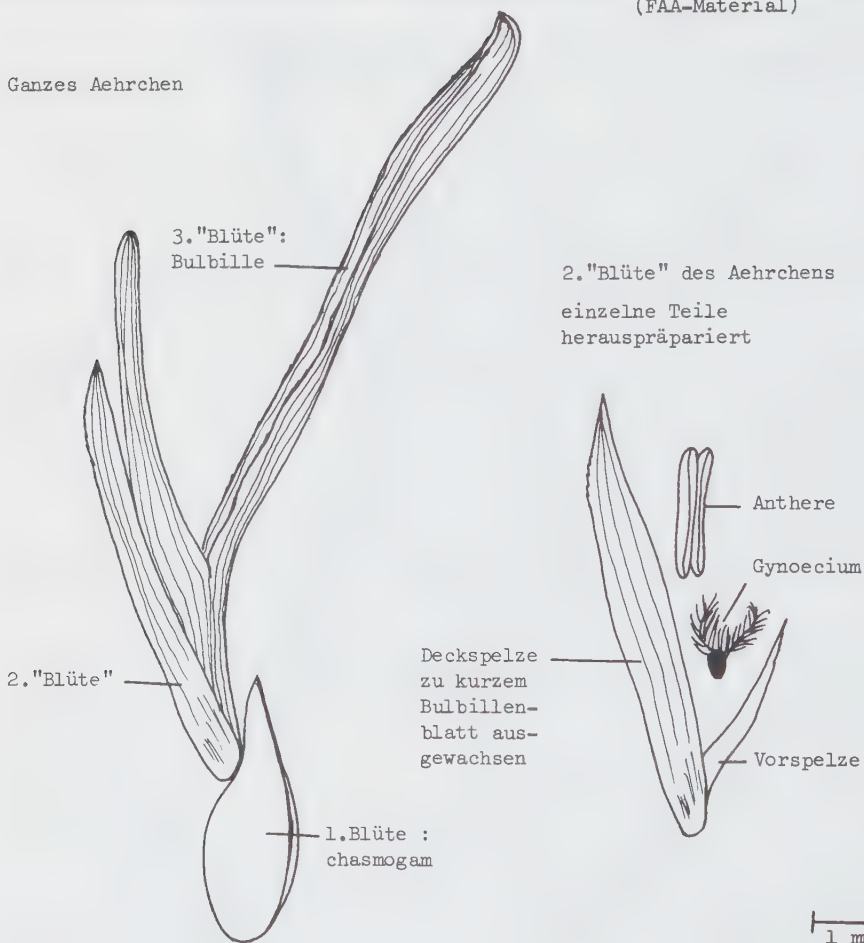


Abb. 4.47 Uebergangsstadium der 20. Population : Unterhalb Bärenfall
(FAA-Material)

Ganzes Aehrchen



1. Blüte des Aehrchens

einzelne Teile
herauspräpariert

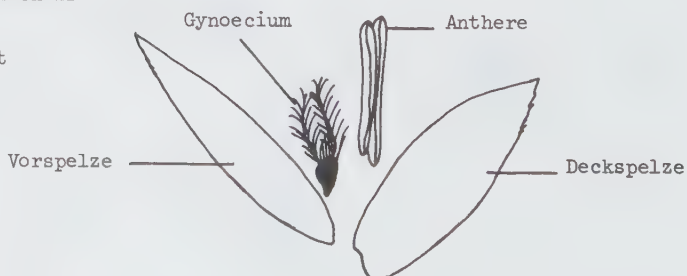
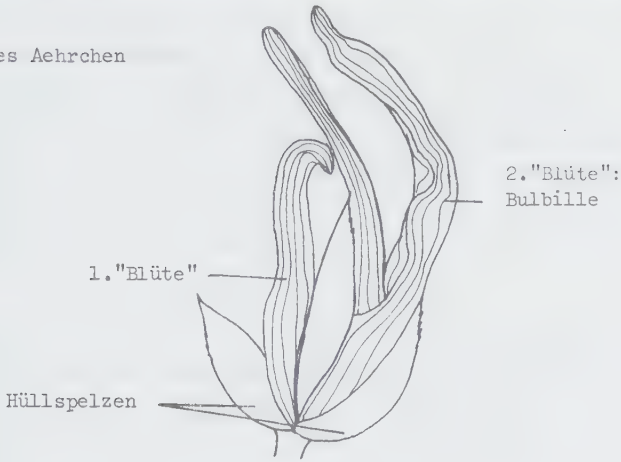


Abb. 4.48 Uebergangsstadium der 26. Population : Oberhalb Unterfurgglen
(FAA-Material)

Ganzes Aehrchen



1 mm

1."Blüte" des Aehrchens

einzelne Teile
herauspräpariert

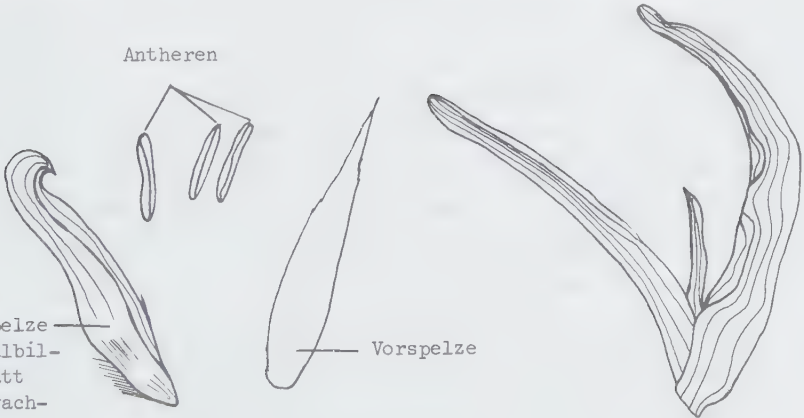
2."Blüte" des Aehrchens

vollausgewachsene Bulbille

Antheren

Deckspelze
zum Bulbil-
lenblatt
ausgewach-
sen

Vorspelze



4.5.3.3. Zusammenfassung der Beobachtungen und Ergebnisse

Die Anzahl Blüten pro Aehrchen liegt durchschnittlich zwischen 2 und 3. Rund 10 Prozent aller Aehrchen weisen nur eine Blüte auf. Bei üppig wachsenden Populationen sind dagegen bis zu 5 Blüten pro Aehrchen ausgebildet. Die Bulbillen sind als Blüten mitgezählt worden. Da in den meisten Fällen eine Bulbille an der Aehrchenspitze ausgewachsen ist, dürfte die Bulbillenzahl ungefähr der gesamten Aehrchenzahl entsprechen. Nur vereinzelt sind 2 Bulbillen vorhanden, besonders dort, wo sich sogenannte Uebergangsstadien ausgebildet haben.

Als Uebergangsstadium bezeichne ich eine "Blüte", die Antheren und Gynoe-cium aufweist, eine normalausgebildete Vorspelze besitzt, deren Deckspelze jedoch zu einem mehr oder weniger verlängerten Bulbillenblatt mit der bekannten Rillenstruktur ausgewachsen ist. Rein äusserlich betrachtet, scheinen diese "Blüten" Bulbillen zu sein. Dank der FAA-Lösung sind diese Gebilde soweit durchsichtig geworden, dass die Antheren gesehen werden können. Auf diese Weise habe ich sie auch entdeckt.

Bei 14 Populationen sind solche Uebergangsstadien zu finden, d.h. bei der Hälfte der untersuchten. Zahlenmässig sind es nur 5 Prozent aller getesteten Aehrchen, die je eine solche "Blüte" aufweisen. Wenn bei einer Rispe mehrere Aehrchen vorliegen, kann das Uebergangsstadium, wenn es auftritt, gleich mehrmals nachgewiesen werden. Am häufigsten kann es bei der 18. Population in Wannen beobachtet werden. Rund ein Viertel aller Aehrchen weist ein solches Uebergangsstadium auf. Auch das Material, das an den Südhängen von Bärenfall und Mattstock eingesammelt worden ist, zeigt dieses Phänomen in vermehrtem Ausmass. Die Standorte aller dieser Populationen sind geschützt in ihrer Lage. Zudem liegen sie in Gebieten, wo häufige Verfrachtungen des Bodens stattfinden durch Lawinen, Erdbeben und Steinschlag.

Ueber die morphologischen Verhältnisse solcher Uebergangsstadien schaffen die Zeichnungen Klarheit. Es handelt sich um "Blüten", die nie am oberen Ende der Blütenachse liegen, da dort immer eine vollausgebildete Bulbille sitzt. In den meisten Fällen handelt es sich um jene "Blüte", die zwischen einer chasmogamen Blüte und einer Bulbille steht. Nur vereinzelt ist die erste Blüte des Aehrchens nicht chasmogam, sondern stellt eines der Uebergangsstadien dar. Es fällt auf, dass die Vorspelze bei diesen "Blüten"

immer vorhanden ist, während sie bei den vollausgebildeten Bulbillen nie nachweisbar ist.

Die Mischform ist zu diesem Zeitpunkt, da das Material eingesammelt worden ist, an frischen Rispen bei sämtlichen Populationen zu beobachten, jedoch in recht unterschiedlichem Ausmass. Es handelt sich dabei um den Typ der Mischform, der kaum als Mischform auffällt. Die Rispen weisen in sehr vielen Fällen haufenweise Bulbillen auf und haben daneben nur einzelne chasmogame Blüten, die erst unter der Stereolupe als solche erkenntlich sind, da die heraushängenden Antheren und Narben im Wirrwarr der Bulbillenblätter kaum sichtbar sind. Die Populationen aus den unteren Regionen des Areals weisen mehr chasmogame Blüten auf als diejenigen in den oberen. Dies hängt vom Zeitpunkt des Einsammelns ab. Einen Monat später werden weiter oben ebenfalls chasmogame Blüten in grösserer Anzahl gefunden.

Das häufige Auftreten der Mischform steht kaum in einem Zusammenhang mit der Ausbildung von Uebergangsstadien. Dort, wo Uebergangsstadien ausgebildet worden sind, liegt die Mischform immer vor, zum Teil sogar verstärkt. Es ist jedoch sehr gut möglich, dass bei rein bulbillenbildenden Pflanzen auch Uebergangsstadien vorhanden sind, die ich nicht beachtet habe, da ich sie in dieser Hinsicht nicht getestet habe.

4.6. Diskussion

Exo (1916) vertritt die Ansicht, dass es bei P. alpina var. vivipara nicht zur Ausbildung keimfähiger Früchte kommt, wenn neben den Blüten vegetative Knospen ausgebildet werden. Zollikofer (1939) hat bei ihren Versuchsstämmen Verschiedenheiten im Grad der Verlaubung nachgewiesen. Hartmann (1955) gibt an, dass bei den jeweils untersuchten Varietäten des Alpenrispengrases entweder alle Aehrchen einer Rispe mit Bulbillen besetzt sind oder überhaupt keine. Schliesslich zitiert Schwarzenbach (1956) die Auffassung Schröters (1908), der die bulbillentragende Rasse als spontan entstandene, erbliche, mehr oder weniger konstante Mutante auffasst. Es handelt sich dabei um eine sogenannte Zwischenrasse im de Vries'schen Sinne, die in der Prämutationsphase entstanden ist. Schwarzenbach erwähnt ferner, dass Zwischenformen auftreten (f. *intermedia*, f. *semivivipara*), bei denen die Rispen nur teilweise verlaubt sind. Zu den Intermediärformen werden alle

Pflanzen gerechnet, bei denen in derselben Rispe neben Bulbillen auch Blüten vorkommen, deren Antheren voll entwickelt sind und aus den Spelzen heraustreten. Er hält auch fest, dass sich samen tragende Rassen rein weiterzuchten lassen.

Die Untersuchungen am Material vom Mattstockgebiet zeigen, dass zu bestimmter Jahreszeit bei allen Populationen Mischformen auftreten. Zu den Mischformen werden jene Pflanzen gezählt, die weder rein chasmogam noch rein bulbillenbildend sind. Bei einer Rispe treten chasmogame Blüten und Bulbillen auf. Der unterschiedliche Verlaubungsgrad, den Zollikofer festgestellt hat, und die Zwischenformen, die von Schwarzenbach erwähnt werden, finden in den vorliegenden Ergebnissen ihre Bestätigung. Ueber die Zusammenhänge bei den Mischformen sind jedoch einige interessante Ergänzungen und Gegenargumente anzubringen, die ebenfalls aus Beobachtungen und Experimenten hervorgehen.

Bei drei Stöcken in Kultur, die von verschiedenen Standorten stammen (Mattstock, Binntal im Wallis), wächst an der Spitze einer Rispe mit chasmogamen Blüten eine einzelne Bulbille. Nur eine der drei Bulbillen lässt sich mit Erfolg weiterzuchten. Es hat sich als recht schwierig erwiesen, diese jungen Pflänzchen zu pflegen. Solche Bulbillen haben bedeutend weniger Resistenz als jene, die von ausgeprägt bulbillenbildenden Pflanzen stammen. Dasselbe kann auch beim Züchten von Samen beobachtet werden, die von Pflanzen mit starkem Verlaubungsgrad abgelöst worden sind. Die Ueberlebenschancen solcher Bulbillen und Samen sind gering, da die jungen Pflanzen in der ersten Zeit äusserst empfindlich sind. Mit einiger Sorgfalt ist es mir gelungen, solche Bulbillen weiterzuzüchten. Exo (1916) hält dies für unmöglich. Da unter natürlichen Bedingungen an Wildstandorten diese Pflänzchen kaum überleben, scheint seine Ansicht berechtigt.

Wie eine einzelne Bulbille an einer chasmogamen Pflanze ausgebildet wird, ist unklar. Die erste Bulbille dieser Art ist anhand eines Selbstbestäubungsversuches an einer gedeckten Rispe gewachsen. So hat es anfänglich den Eindruck erweckt, als ob diese Bulbille durch eine Schockwirkung gebildet worden wäre. Da dieser Stock im darauffolgenden Sommer nochmals eine einzelne Bulbille an einer Rispen Spitze erzeugt hat und bei zwei anderen

Pflanzen in Kultur die gleiche Erscheinung ohne den Einfluss eines solchen Experimentes beobachtet werden kann, muss die Auslösung der Bulbillenbildung durch Schock allein in Frage gestellt werden. Spontanmutation möchte ich für diesen komplizierten Mechanismus nicht verantwortlich machen, da sie ihm kaum gerecht wird. Viel eher könnten Regulatorgene dabei wohl eine entscheidende Rolle spielen. Ausführlicher wird dieses Problem im folgenden Kapitel bei den Umschlägen diskutiert. Durch die Bildung einzelner Bulbillen an chasmogamen Pflanzen wird auch bestätigt, dass sich samen-tragende Rassen nicht in jedem Falle rein weiterzüchten lassen, wie dies von Schwarzenbach behauptet wird.

Wie es zur Ausbildung vereinzelter chasmogamer Blüten bei stark verlaubten Pflanzen kommt, ist ebenfalls nicht eindeutig. Aus Beobachtungen an Wildstandorten und am eingesammelten Material von den verschiedenen Populationen kann geschlossen werden, dass dies vor allem in geschützteren Lagen, im Hochsommer sozusagen überall möglich ist, wenn die Witterungsverhältnisse günstig sind. Klimatische Faktoren spielen eine entscheidende Rolle, wobei die Temperatur ausschlaggebend sein dürfte. Erhöhte Temperaturen über 15°C im Winter hemmen die Ausbildung chasmogamer Blüten in der folgenden Vegetationsperiode in Kultur und am Wildstandort. Tiefe Wintertemperaturen fördern dagegen die Bulbillenbildung der folgenden Vegetationsperiode, wie dies schon von Schwarzenbach beobachtet worden ist. Es muss jedoch eine ideale Wintertemperatur geben, die im folgenden Sommer bei der Pflanze einerseits Bulbillenbildung ermöglicht, andererseits das Öffnen der Normalblüten bewirkt. Sicher spielen die bereits erwähnten Regulatorgene eine bedeutende Rolle.

Von der einzelnen Bulbille, die bereits beschrieben worden ist, wird eine Serie materneller Nachkommen gezüchtet. Die Nachkommen verfügen über dasselbe Erbgut wie die Mutterpflanze. Bei jeder folgenden Generation zeigt sich eine deutliche Verstärkung der Bulbillenbildungstendenz. Dieselbe Feststellung wird bei den Nachkommen von Pflanzen gemacht, die aus Bulbillen gewachsen sind, deren Mutterstock pro Rispe mehrere Bulbillen erzeugt hat. Bei diesen Nachkommen zeigt sich die Verstärkung der Bulbillenbildungstendenz noch klarer als bei ersteren. Somit kann gesagt werden, dass in allen Fällen die Bulbillenbildungstendenz mit jeder folgenden Generation verstärkt und

die Streuung der Bulbillenzahl entsprechend grösser wird innerhalb der Rispen eines Stockes. Pflanzen, die aus Samen von solchen Mutterpflanzen abstammen, besitzen die Fähigkeit zur Bulbillenbildung phänotypisch in sehr abgeschwächter Form. Nur eine einzige Pflanze bildet bei einer Rispe eine Bulbille aus, während alle andern nur chasmogame Blüten aufweisen. Auf jeden Fall besteht eine Korrelation zwischen Bulbillenbildungstendenz und der Tendenz zur Ausbildung chasmogamer Blüten. Die Entwicklungstendenz in der Ausbildung einer einzelnen Bulbille bis zur Häufung von Bulbillen an einer Rispe ist durch Experimente über mehrere Generationen hin belegt. So kann man sich den unterschiedlich starken Verlaubungsgrad bei den einzelnen Rispen an verschiedenen Pflanzen entstanden denken. Mit der Zunahme von vollausgebildeten Bulbillen geht die Anzahl ausgebildeter, chasmogamer Blüten automatisch zurück. Ob auch in der Richtung Bulbillenabnahme und gleichzeitiger Zunahme der Ausbildung chasmogamer Blüten eine entsprechende Entwicklungstendenz vorliegt, habe ich experimentell nicht beweisen können. Diese Abklärung ist schwierig, da die Ausbildung chasmogamer Blüten stark von Jahreszeit und Witterung abhängt. Tatsache ist, dass die Mischform recht häufig vorkommt, jedoch oftmals nicht beachtet wird, wenn neben vielen Bulbillen nur einzelne Blüten kurze Zeit offen sind. Mir scheint, es könnte sich hier um indirekt proportionale Grössen handeln.

Mischformen sind in sehr verschiedenen Abstufungen gefunden worden, sowohl in Kultur als auch an Wildstandorten. So lassen sich die beiden Beobachtungen, die in der Einleitung dieses Kapitels beschrieben werden, an den beiden Enden einer Entwicklungsreihe innerhalb der Mischformen einordnen. Pflanzen mit unterschiedlichem Verlaubungsgrad lassen sich irgendwo dazwischen einordnen. Gegen aussen wird die Entwicklungsreihe abgeschlossen, einerseits durch die rein chasmogamen Pflanzen, andererseits durch rein bulbillenbildende Gräser.

Abb. 4.49 Schema der Entwicklungsreihen

Interessant ist die Tatsache, dass sich die Bulbillenbildungstendenz verstärkt, wenn mit Hilfe einer Bulbille als Mutterpflanze weitergezüchtet wird, Bulbillen aber nur vereinzelt auftreten, wenn mit Hilfe eines Samens derselben Pflanze gezüchtet wird. Offen bleibt auch die Frage, ob die phäno-

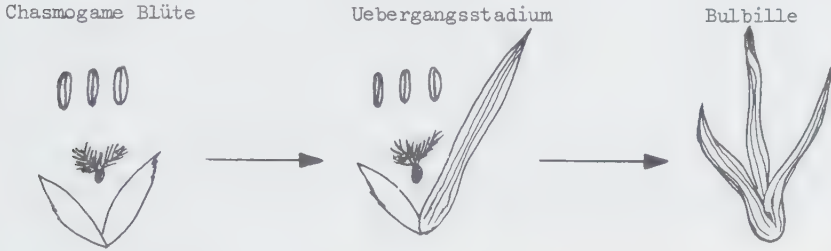
typisch rein chasmogamen und rein bulbillenbildenden Pflanzen auch genotypisch in reiner Form existieren. Nach den gemachten Erfahrungen und Beobachtungen ist dies anzuzweifeln.

Bei sexuellen Mischform-Pflanzen liesse sich die verschieden stark ausgeprägte Bulbillenbildung durch neue Erbgutkombinationen erklären. Ob jedoch sexuelle Mischform-Pflanzen existieren, ist unbekannt. P. alpina weist neben sexuellen Pflanzen auch Apomikten auf. Bei diesen Apomikten ist Pseudogamie nachgewiesen (Rutishauser 1969). Die Befruchtung der Eizelle fällt aus, jene der Polkerne bleibt erhalten. An Stelle einer doppelten findet eine einfache Befruchtung statt. Das Endosperm wird durch Befruchtung zur Entwicklung angeregt. Wofern es sich also um Apomikten handelt, verfügen die erwähnten Samen und Bulbillen, die von derselben Mischform-Pflanze stammen auch über dasselbe Erbgut. Die verschieden stark ausgeprägte Bulbillenbildung lässt sich nicht mehr mit Hilfe neuer Erbgutkombinationen erklären. Welche Hemmer oder Verstärker hier ausschlaggebend sind, ist ungeklärt.

Uebergangsstadien, wie ich sie hier bezeichne, sind bis anhin in der Literatur nirgends erwähnt worden. Es handelt sich um "Blüten", die Antheren und Gynoecien enthalten, normal ausgebildete Vorspelzen aufweisen, deren Deckspelzen jedoch zu mehr oder weniger verlängerten Bulbillenblättern ausgewachsen sind. Bei einer vollausgebildeten Bulbille dagegen fehlen Antheren und Gynoecium. Die Vorspelze ist nicht mehr erkenntlich. Es handelt sich dabei um eine eher seltene Erscheinung. Am untersuchten Material sind fünf Prozent nachgewiesen worden. Bei den Populationen, wo Uebergangsstadien vorliegen, ist auch die Mischform deutlich nachweisbar. Es fällt auf, dass die Uebergangsstadien an Standorten vermehrt auftreten, wo durch Lawinen, Steinschlag und Wassererosion immer wieder Pflanzenverfrachtungen stattfinden und intensiv durchmischt wird. Aehrchen, die ein solches Uebergangsstadium aufweisen, vermögen nur in den normal entwickelten Blüten Samen zu bilden, sicher nie in diesen sogenannten Blüten, die nie offen gefunden worden sind. Die Uebergangsstadien sind ebenso wenig funktionsfähige Bulbillen. Vielleicht handelt es sich um Entwicklungsstadien, bei denen die Determination zur Blüte oder zur Bulbille nicht fehlerlos abgelaufen ist. Solche Stadien sind sicher evolutive Sackgassen in der Fortpflanzung des

Alpenrispengrases. Sie zeigen jedoch die Möglichkeit einer Entwicklungsrichtung, die von der chasmogamen Blüte zur Bulbille führt. Die Homologie von chasmogamer Blüte und Bulbille (Schroeter 1926) findet darin eine weitere Bestätigung.

Abb. 4.50 Möglichkeit einer Entwicklungsrichtung



Die Behauptung, dass die sexuellen Pflanzen beim Alpenrispengras ursprünglich sind und sich alle anderen Formen aus ihnen entwickelt hätten, könnte durch die Aufdeckung einiger Zusammenhänge bei den Mischformen und die Entdeckung der Uebergangsstadien wichtige Bindeglieder erhalten haben.

5. UMSCHLAEGE

5.1. Temperatur

5.1.1. Einleitung

Schwarzenbach (1956) hat anhand von Versuchen mit einer grönländischen P. alpina beobachten können, dass Bulbillenbildung nur dann erfolgt, wenn die Pflanzen vor dem Schossen der winterlichen Kälte, also einer Frosteinwirkung oder Vernalisation ausgesetzt sind und wenn während der Vegetationsperiode, in welcher die Sprossbildung einsetzt, Langtagbedingungen herrschen. Ohne Kälteeinwirkung werden bei verminderter Vermehrungsbereitschaft unabhängig von der Tageslänge ausschliesslich Blüten angesetzt. Um solche Rück- oder Umschläge zu erzeugen, wird eine ganze Versuchsserie durchgeführt.

5.1.2 Material und Methode

Im Winter 73/74 werden 15 bulbillenbildende Stöcke im warmen Gewächshaus bei einer durchschnittlichen Temperatur von 15°C bis 20°C gehalten. Die tägliche Belichtungszeit beträgt 12 Stunden. Im Winter 74/74 und 75/76 wird der Versuch in gleicher Weise wiederholt. Aus technischen Gründen infolge Umbau steigt jedoch die Temperatur in diesen beiden Wintern nicht über rund 12°C. Im Winter 76/77 werden 50 bulbillenbildende und chasmogame Pflanzen ins warme Gewächshaus der Pflanzenbiologie gebracht, wo sie einer durchschnittlichen Temperatur von 23°C ausgesetzt sind. Im Winter 77/78 werden nochmals 39 Stöcke nach Einwirkung einiger Frostnächte im November ins warme Gewächshaus des Botanischen Gartens gebracht, wo die gleichen Bedingungen herrschen wie im Winter 73/74. 3 Stöcke sind chasmogam, 6 vom Typ der Mischform und die restlichen bulbillenbildend.

5.1.3. Zusammenfassung

Im Winter 73/74 können bei 3 bulbillenbildenden Stöcken sogenannte Umschläge beobachtet werden. Bulbillenbildende Pflanzen haben bei Kälteentzug nur chasmogame Blüten ausgebildet. Die Belichtungszeit beträgt während des ganzen Winters 12 Stunden pro Tag.

Wenn die Temperatur auf durchschnittlich 23°C ansteigt, die Luftfeuchtigkeit etwa gleich bleibt und ausgeprägte Kurztagbedingungen herrschen, die Pflanzen also nur durch das Aussenlicht beeinflusst werden, ist eine starke Wucherung der vegetativen Pflanzenteile feststellbar. Keiner der 50 Stöcke gelangt unter diesen Bedingungen im Winter 76/77 zur Diasporbildung.

Im Winter 77/78 haben die Pflanzen bereits eine Kälteeinwirkung hinter sich zur Zeit, da sie ins Gewächshaus gebracht werden. Im Februar 78 kann bei 10 Stöcken Diasporbildung beobachtet werden. 4 haben Bulbillen ausgebildet, 3 ausschliesslich chasmogame Blüten und 2 die Mischform. Von den 4, die Bulbillen angesetzt haben, gehören 2 zum Typ der Mischform. 2 Stöcke der Mischform haben eine Reduktion in der Diasporbildung erfahren, während alle anderen in gleicher Weise zur Reproduktion gelangen wie ursprünglich im Freiland des Gartens oder im Feld.

Temperaturen um 12°C sind zu tief, um Pflanzen eine Diasporbildung zu ermöglichen.

5.2. Photoperiodizität

5.2.1. Einleitung

Die meisten Gramineen unserer Breiten gehören zu den Langtagpflanzen. Wie Dr. Nüesch von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Landwirtschaftlichen Pflanzenbau bestätigt, werden die *Poa*-Arten auch dazu gerechnet. Ferner ist von *Poa pratensis* L. bekannt, dass diese Art zur Blüteninduktion eine Vernalisation braucht. Schwarzenbach hat eine grönländische *P. alpina* auf Langtagbedingungen getestet und positive Ergebnisse erhalten. Vom Alpenrispengras in unseren Breiten ist in dieser Hinsicht nichts Genaues bekannt. Es gilt abzuklären, ob es eine eindeutige Langtagpflanze ist. Durch eine günstige Versuchsanordnung könnten eventuell weitere Umschläge möglich sein.

5.2.2. Versuchsserien

Phytotron

Das Phytotron ist ein Teil des Institutes für Pflanzenbiologie der Universität Zürich. Es sind vollklimatisierte Kammern. Temperatur, Luftfeuchtig-

tigkeit, Belichtungszeit und Lichtintensität können beliebig kombiniert werden. 11 Stöcke werden anfangs Januar zum Teil aus dem kälteren oder warmen Gewächshaus, zum Teil aus den Gartenbeeten im Freien geholt und in den Phytotron gebracht. Sie werden dort während 4 Wochen gehalten bei einer Durchschnittstemperatur von 24°C bei Tag und 15°C bei Nacht, einer Luftfeuchtigkeit von 63% bei Tag und 94% bei Nacht, einer Belichtungsdauer von 14 Stunden und einer Lichtintensität mit Beleuchtungsstufe 1, was einem Fünftel bis einem Zehntel des Aussenlichtes an einem wolkenfreien, dunstigen Märztag entspricht. Es wird mit Neonlampen zu je 115 Watt beleuchtet.

Nach 4 Wochen grünen 9 von 11 Stöcken. 2 sind dürr. 2 weitere Pflanzen sind zur Diasporbildung gelangt. Ein bulbillenbildender Stock aus dem warmen Gewächshaus hat Bulbillen erzeugt. Eine chasmogame Pflanze vom Freiland bildet ausschliesslich chasmogame Blüten aus.

Labor

10 Pflanzen, ebenfalls vom kälteren oder warmen Gewächshaus und vom Freiland stammend, werden ins Laborgebracht. Während 6 Wochen werden sie dort gehalten bei einer durchschnittlichen Temperatur von 21°C , einer durchschnittlichen Luftfeuchtigkeit von 50% und einer Belichtungszeit von 24 Stunden mit einer Wolfram-Birne von 220 Volt und 100 Watt. Während des Tages kommt zusätzlich das Aussenlicht dazu. Durch diese Anordnung sind extreme Langtagbedingungen geschaffen. Die Luftfeuchtigkeit ist grossen Schwankungen unterworfen, durch Begiessen, Witterungseinflüsse von aussen und Klimaanlage im Labor bedingt.

Nach 3 Wochen weisen 2 Stöcke Rispen mit entwickelten Bulbillen auf. Der eine ist aus dem warmen Gewächshaus, der andere vom Freiland hereingeholt worden. Eine chasmogame Pflanze vom Freiland hat ebenfalls chasmogame Blüten gebildet. Alle Stöcke grünen zu diesem Zeitpunkt recht gut. Nach 6 Wochen dagegen sind mehr oder weniger alle Pflanzen verdorrt, da die Dauerbeleuchtung bei relativ hoher Temperatur und geringer Luftfeuchtigkeit den Pflanzen auf die Länge nicht gut bekommen ist.

Warmes Gewächshaus

39 Stöcke werden im Herbst 77 vom Freiland ins warme Gewächshaus gebracht.

Es sind 3 chasmogame, 30 bulbillenbildende und 6 Pflanzen der Mischform. Die Temperatur schwankt zwischen 15°C und 20°C, die Luftfeuchtigkeit zwischen 50% und 100% und die Belichtungsdauer beträgt 12 Stunden. Tagsüber ist es das Aussenlicht, morgens und abends sind es Neonröhren, die beleuchten. Für P. alpina könnte ein Zwölfstundentag bereits Langtag sein. Mindestens könnte es sich dabei um die sogenannte kritische Tageslänge handeln.

Mitte Februar sind 9 Stöcke fertil. 3 chasmogame Pflanzen haben erneut chasmogame Blüten ausgebildet. Interessanterweise sind alle Pflanzen der Mischform zur Diasporbildung gelangt, 3 haben nur Bulbillen ausgebildet, während die 3 anderen Bulbillen und chasmogame Blüten entwickelt haben. Keine einzige bulbillenbildende Pflanze ist zur Reproduktion gekommen.

5.2.3. Zusammenfassung

Von den 6 Pflanzen, die vom Freiland in das Phytotron oder ins Labor gebracht worden sind, während 4 bis 6 Wochen Langtagbedingungen und erhöhter Temperatur ausgesetzt worden sind, liegen folgende Resultate vor. 3 Pflanzen gelangen zur Diasporbildung, 2 davon bilden chasmogame Blüten aus, eine erzeugt Bulbillen. Es zeigen sich keine Umschläge. Die Hälfte aller Versuchspflanzen ist reproduktiv.

Bei den 15 Stöcken, die vorerst eineinhalb Monate im warmen Gewächshaus und anschliessend ebenfalls 4 bis 6 Wochen im Labor oder im Phytotron gehalten worden sind, ist die Diasporbildung sehr gering. Nur 2 Stöcke weisen Bulbillen auf. Alle anderen bilden nur vegetative Pflanzenteile aus. Umschläge liegen keine vor.

Etliche Pflanzen, die die Winterperiode ausschliesslich im warmen Gewächshaus verbracht haben, sind reproduktiv. 2 Stöcke der Mischform bilden wiederum die Mischform aus. 4 weitere Stöcke der Mischform erzeugen nur Bulbillen. 3 chasmogame Gräser weisen erneut chasmogame Blüten auf. Es sind keine Umschläge festzustellen. Rund ein Viertel aller Versuchspflanzen ist zur Diasporbildung gelangt.

Blüten und Bulbillen sind vermutlich schon induziert worden, bevor sie in das Phytotron, ins Labor und ins warme Gewächshaus gebracht worden sind, da keine Umschläge auftreten.

5.3. Umschläge durch Schock

5.3.1. Grialetsch-Population

5.3.1.1. Beschreibung

Anfangs August 76 werden 10 Stöcke mit rein chasmogamen Blüten zwischen Dürrboden und Grialetschhütte bei Davos auf einer Höhe von rund 2300 m ü. M. ausgegraben und für Selbstbestäubungsversuche und Beobachtungszwecke im Freiland des Botanischen Gartens in Töpfe eingepflanzt. Bei Rispen, die noch nicht stäuben, werden etliche Autogamieversuche angesetzt. Während die Pflanzen noch in voller Blüte stehen, setzt eine dreiwöchige Schlechtwetterperiode mit starken Regengüssen ein. Ende August sind 33 Rispen, auf 8 Stöcke verteilt, neben den Töpfen in die Gartenerde eingewachsen. Bei den Einwachsstellen der Rispen sind sehr deutlich junge, eingewachsene Bulbillen zu erkennen. Diese Bulbillen müssen sich während der Regenperiode an den Rispen entwickelt haben. Daraufhin haben sich die Rispen zur Erde geneigt. Die jungen Bulbillen sind mit Hilfe der Adventivwurzeln eingewachsen.

Abb. 5.1 Eingewachsene Rispe mit Bulbillen

Aufnahme vom 18. 9. 76

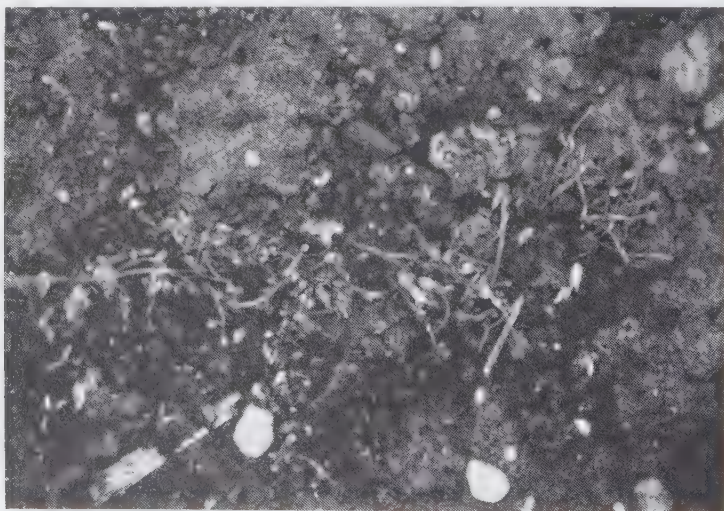


Abb. 5.2 Teil einer eingewachsenen Rispe mit Bulbillen
Aufnahme vom 18. 9. 76



Bei einem Selbstbestäubungsversuch weist eine Rispe nach dem Entfernen der Nyboltgaze neben den verwelkten Blüten ebenfalls mehrere Bulbillen auf. Interessanterweise hat sich diese Rispe nicht zur Erde geneigt wie die anderen, die später eingewachsen sind.

Von den vielen eingewachsenen, jungen Bulbillen werden 18 sorgfältig aus der Erde herausgelöst, einzeln in Töpfe gepflanzt und während den folgenden zwei Jahren genau kontrolliert. Um die Entwicklungstendenzen bei solchen Umschlägen genauer untersuchen zu können, sind auch das kältere und warme Gewächshaus in die Versuchsanordnung eingeschaltet worden.

5.3.1.2. Diasporbildung

1. Generation

Die 1. Generation umfasst die 10 Stöcke, die vom Wildstandort in den Garten verpflanzt worden sind. Ueber die eingewachsenen Rispen mit Bulbillen, die Gewächshauskombinationen und die Diasporbildung in den Jahren 77/78 gibt die folgende Tabelle nähere Auskunft.

Tab. 5.1

Bezeichnung des Stockes	Kombination		Anzahl eingewachsener Rispen mit B S ₇₆	Diasporbildung		
	W _{76/77}	W _{77/78}		S ₇₆	S ₇₇	S ₇₈
Gr 1	Gw	Gf	9	C und B	C	C
Gr 2	Gw		1	C und B	+	+
Gr 3	Gw	Gf	9	C und B	C	C
Gr 4	Gw	Gf	2	C und B	steril	C
Gr 5	Gk	Gf	2	C und B	C	C
Gr 6	Gk	Gf	0	C	C	C
Gr 7	Gf	Gf	2	C und B	C	C
Gr 8	Gf	Gf	0	C	C	C
Gr 9	Gf	Gf	1	C und B	C	C
Gr 10	Gf	Gf	7	C und B	C	C
Total			33	10 Stöcke	9 St.	9 St.

(Legende bei Tab. 5.2)

2. Generation

Die 2. Generation umfasst die 18 jungen Bulbillen, die ausgegraben und weitergezüchtet worden sind.

Tab. 5.2

Bezeichnung der Bulbille	Kombination		Diasporbildung		Legende
	W _{76/77}	W _{77/78}	S ₇₇	S ₇₈	
Gr 1/1. Rispe	Gw	Gw	steril	steril	Gw Warmes Gewächshaus 15°C bis 20°C
Gr 1/2. "	Gw	Gw	"	"	Gk Kälteres Gewächshaus ca. 12°C
Gr 1/3. "	Gw	Gw	"	"	Gf Freiland des Botanischen Gartens
Gr 1/4. "	Gk	Gw	"	"	B Bulbillen
Gr 1/5. "	Gk	Gw	C	"	C Chasmogame Blüten
Gr 1/6. "	Gk	Gw	steril	steril	
Gr 2/1. "	Gf	Gf	"	"	
Gr 3/1. "	Gf	Gw	"	"	
Gr 3/2. "	Gk	Gw	C	"	
Gr 4/1. "	Gf	Gw	C	"	
Gr 4/2. "	Gf	Gf	steril	C	
Gr 7/1. "	Gk	Gf	"	C	
Gr 7/2. "	Gw	Gf	"	C	
Gr10/1. "	Gw	Gf	"	C	
Gr10/2. "	Gw	Gf	"	C	
Gr10/3. "	Gf	Gf	C	C	
Gr10/4. "	Gf	Gf	steril	C	
Gr10/5. "	Gf	Gf	"	C	

Neben den Bulbillen gelingt es, einen einzelnen Samen der 1. Generation zu züchten. Die Pflanze, die daraus wächst, gehört ebenfalls zur 2. Generation. Der 10. Stock vom Grialetschgebiet (Gr 10) ist die Mutterpflanze. Der Same ist anhand eines Fremdbestäubungsversuches im Sommer 77 entstanden. Den Winter 77/78 verbringt die junge Pflanze im kälteren Gewächshaus. Im Sommer 78 bildet sie 11 Rispen aus. 9 weisen rein chasmogame Blüten auf, 2 haben neben den chasmogamen Blüten auch Bulbillen erzeugt. Eine Rispe hat 9, die andere 16 Bulbillen ausgebildet. Bei allen anderen Nachkommen, die ebenfalls aus Samen gezüchtet worden sind, werden ausschliesslich chasmogame Blüten produziert.

5.3.1.3. Zusammenfassung

Die 1. Generation ist mit 10 chasmogamen Stöcken nach der Verpflanzung vom Wildstandort in den Botanischen Garten in Zürich mit Bulbillen an 33 Rispen, auf 8 Stöcke verteilt, eingewachsen. Diese 8 Stöcke haben umgeschlagen. In den folgenden Vegetationsperioden sind bei den 9 Überlebenden Stöcken ausschliesslich chasmogame Blüten ausgebildet worden. Es kann keine einzige Bulbille mehr festgestellt werden.

Von den 18 Bulbillen, die zu jungen Pflänzchen der 2. Generation heranwachsen, bilden 4 im Sommer 77 und 8 im Sommer 78 ausschliesslich chasmogame Blüten aus. Keine der Rispen weist Bulbillen auf.

Eine weitere Pflanze der 2. Generation, aus einem Samen des 10. Stockes vom Grialetschgebiet anhand eines Fremdbestäubungsexperimentes gewachsen, erzeugt in der ersten Vegetationsperiode bei 2 Rispen neben chasmogamen Blüten auch Bulbillen. Bei den beiden Rispen werden 16 Bulbillen gezählt. Unter den Nachkommen der 2. Generation ist dies die einzige Pflanze, die die Fähigkeit zur Bulbillenbildung neben der Erzeugung chasmogamer Blüten phänotypisch zum Zuge zu bringen vermag.

Die Auswirkung erhöhter Temperatur im warmen Gewächshaus besteht in dieser Versuchsanordnung einzig darin, dass die Diasporbildung im folgenden Sommer beeinträchtigt wird oder ganz ausfällt, was bereits bekannt ist. Der Einfluss der höheren Temperatur im kälteren Gewächshaus auf die Pflanzen ist kaum von Bedeutung. Auch eine Ueberwinterung im Freiland unter milderen

Bedingungen, als sie im Feld herrschen, vermag keine weitere Umschläge zu bewirken.

5.3.2. Vegetationspunkte bei Bulbillen

Vor dem Einpflanzen werden bei 4 Bulbillen die Hauptvegetationspunkte herausgeschnitten. 4 weitere Bulbillen der gleichen Pflanzen werden als Kontrollversuche angesetzt, ohne die Vegetationspunkte entfernt zu haben. Die Pflanzen werden unter gleichen Bedingungen in Kultur gehalten.

Im ersten Sommer sind von den 8 Pflanzen 6, im zweiten Sommer alle 8 fertil. Es werden ausschliesslich Rispen mit Bulbillen gebildet. Als einziger Unterschied bei den Pflanzen ist im ersten Sommer eine leichte Verzögerung im vegetativen Wachstum dort ersichtlich, wo der Hauptvegetationspunkt im Bulbillenstadium entfernt worden ist. In der Diasporbildung zeigt sich keine Beeinträchtigung. Durch diesen schockartigen Eingriff sind keine Umschläge zustande gekommen.

5.4. Diskussion

5.4.1. Licht und Temperatur in Wechselwirkung

Schon seit längerer Zeit wird vermutet, dass der Vermehrungsmodus bei viviparen Gräsern durch Temperatur und Licht beeinflusst werden kann. Schwarzenbach hat Versuche mit einem grönländischen Alpenrispengras durchgeführt, wobei eine rein vivipare Pflanze unter dem Einfluss des jahreszeitlichen Temperatur- und Lichtwechsels vollständig zur Blütenbildung umgeschlagen hat. Rückschläge solcher Art treten seiner Ansicht nach dann besonders leicht auf, wenn die Pflanzen unter Ausschluss der Winterkälte im Gewächshaus kultiviert werden. Es scheint daher, als ob Frostwirkung und Photoperiodizität über die Determination von Aehrchen zur Blüten- oder Bulbillenbildung entscheiden. Bereits Hunger (1887) und Exo (1916) haben bei Versuchspflanzen solche Rückschläge von Bulbillen- zur Blütenbildung feststellen können.

Diese Vermutungen, die nur teilweise experimentell bestätigt sind, habe ich durch Versuchsserien mit unterschiedlicher Temperatur und Belichtung zu testen versucht. Es liegen Ergebnisse bei Lang- und Kurztagverhältnissen, mit

und ohne Frosteinwirkung, bei verschiedenen Temperaturen in den Gewächshäusern vor.

Bei drei bulbillenbildenden Pflanzen, die den Winter im warmen Gewächshaus verbringen, können in dieser Zeit Rückschläge von der Bulbillen- zur Blütenbildung beobachtet werden. Diese Pflanzen sind keiner vorausgehenden Frosteinwirkung ausgesetzt gewesen. Die Temperatur im Gewächshaus schwankt zwischen 15°C und 20°C. Bei der zwölfstündigen Belichtungszeit könnte es sich um die kritische Tageslänge oder bereits um Langtagbedingungen handeln. Der Verdacht auf Langtag ist naheliegend.

Eine weitere Versuchsserie von Pflanzen, die im warmen Gewächshaus unter gleichen Bedingungen gehalten wird, hat vorerst mehrere Frostnächte bis Ende November im Freiland des Gartens verbracht. Es hat also eine Frosteinwirkung stattgefunden. Im Gewächshaus sind keine Rückschläge von Bulbillen- zur Blütenbildung eingetreten. Chasmogame Pflanzen bilden ausschliesslich chasmogame Blüten aus. Zwei von den sechs fertilen Pflanzen der Mischform weisen erneut Aehrchen der Mischform auf, während vier nur noch Bulbillen erzeugen. Die Frosteinwirkung beeinträchtigt somit die Ausbildung chasmogamer Blüten bei der Mischform. Gleiches ist bei den Verpflanzungsexperimenten an Wildstandorten beobachtet worden, wenn Mischformen nach der Verpflanzung extremeren, klimatischen Bedingungen ausgesetzt worden sind.

Bei Temperaturen zwischen 15°C und 20°C im warmen Gewächshaus während des Winterhalbjahres kann Diasporbildung beobachtet werden. Bei niedrigeren Temperaturen und gleichbleibender Belichtungszeit, wie dies im kälteren Gewächshaus der Fall ist, bleiben alle Pflanzen steril. Im Gewächshaus der Pflanzenbiologie, wo höhere Temperaturen herrschen, gelangen keine Pflanzen zur Reproduktion. Es ist jedoch zu vermerken, dass dort Kurztagbedingungen vorliegen.

Die Versuche in Büro und Phytotron sind bezüglich vegetativem Wachstum aufschlussreich. Im Phytotron ist es optimal. Auch nach sechs Wochen sind die Pflanzen auffallend gut erhalten, während sie im Büro nach dieser Zeit alle mehr oder weniger dürr sind. Pflanzen wachsen bei konstanter Temperatur schlechter als bei periodischem Wechsel derselben. Relativ kühl während der Dunkelperiode und relativ warm während der Photoperiode erweist sich als

gute Kombination (Mohr 1971). Es scheint, als ob solche tagesperiodisch sich verändernde Temperaturoptima im endogenen Rhythmus der Pflanze sich manifestiert haben, gesteuert von der "physiologischen Uhr".

Die Pflanzen, die nach längerer Frosteinwirkung vom Freiland des Botanischen Gartens ins Büro oder in den Phytotron gebracht worden sind, während vier bis sechs Wochen Langtagbedingungen und erhöhter Temperatur ausgesetzt sind, weisen eine hohe Fertilitätsquote auf. Die Hälfte aller Versuchspflanzen gelangt zur Diasporbildung, was sonst bei keiner Versuchsanordnung der Fall ist. Während des Versuches beträgt die Belichtungszeit im warmen und kälteren Gewächshaus 12 Stunden, im Phytotron 14 Stunden und im Büro 24 Stunden pro Tag. Im Gewächshaus der Pflanzenbiologie herrschen Kurztagbedingungen, da nur das Aussenlicht beeinflusst. Nach Angaben von Hess (1976) verlangen Langtagpflanzen eine über die kritische Tageslänge hinausgehende Belichtungsdauer von durchschnittlich 10 bis 14 Stunden pro Tag. 14 Stunden und noch längere Belichtungszeiten pro Tag bedeuten für das Alpenrispengras eindeutig Langtag, während der Einfluss nur durch Aussenlicht im Winter Kurztagbedingungen entspricht. 12 Stunden Belichtungsdauer pro Tag stellt für diese Pflanze bereits Langtag dar, wie ich vermute. Dort, wo nämlich 12 Stunden und länger belichtet wird, gelangen bei allen Versuchsserien einige Pflanzen zur Reproduktion. Wo jedoch Kurztagbedingungen herrschen, kommt keine einzige Pflanze zur Reproduktion, obwohl gleichzeitig erhöhte Temperaturen vorliegen. Nach Mohr (1971) bilden die Blätter in langen, ungestörten Nächten kein Blühhormon.

Erhöhte Temperatur, mit Langtagbedingungen gekoppelt, ohne vorausgehende Frosteinwirkung kann zu Rückschlägen führen. Das heisst, bulbillenbildende Pflanzen erzeugen nur chasmogame Blüten an den Aehrchen. Wenn jedoch eine Frosteinwirkung vorausgeht, gelangen die Pflanzen zwar zur Diasporbildung, schlagen jedoch nie um.

Ausgeprägte Langtagbedingungen mit einer Belichtungszeit von 14 oder sogar 24 Stunden pro Tag haben bei den Pflanzen keine Diasporsteigerung zur Folge, wie dies bei ausgeprägten Langtagpflanzen nach Literaturangaben der Fall ist. Daraus lässt sich schliessen, dass P. alpina in unseren Breiten zwar eine Langtagpflanze ist, jedoch nicht zu den ausgeprägten gehört. Sie ist den Lichtverhältnissen unserer Breiten angepasst. 12 bis 14 Stunden Licht

pro Tag während einer Vegetationsperiode reichen vollständig aus, um Bulbillen oder chasmogame Blüten auszubilden. Das Licht scheint jener Faktor zu sein, der den Blüh- und Bulbillenbildungsprozess induziert. Eine vorausgehende Kältebehandlung fördert ihn, indes eine fehlende Frosteinwirkung ihn hemmt oder mindert. Fehlende Frosteinwirkung, mit erhöhter Temperatur und Langtagbedingungen gekoppelt, kann jedoch bulbillenbildende Pflanzen zur Blütenbildung umstimmen.

So einfach, wie Schwarzenbach die Verhältnisse darstellt, sind sie meines Erachtens nicht. Seine Aussage, dass Kurztagbedingungen die Entwicklung von Blüten determinieren, Langtagverhältnisse den Ansatz von Bulbillen bewirken, ist sicher zu einseitig. Keinenfalls lässt sie sich auf das Alpenrispengras, das in der Schweiz wächst, übertragen. Gestützt auf meine Versuchsergebnisse kann ich über die Determination von Blüten und Bulbillen durch Licht allein nichts Allgemeingültiges aussagen. Mir scheint, dass es sich hier um einen recht komplizierten Mechanismus handelt, bei dem einerseits modifizierende Faktoren, andererseits Regulatorgene steuern. Die zirkumpolare, arktisch alpine Verbreitung zeigt jedoch klar, dass die Licht- und Temperaturverhältnisse in diesen Zonen der Pflanze entsprechen.

5.4.2. Umschläge durch Schock

Aus der Literatur ist bis anhin keine einzige Pflanze bekannt, bei der Blüten- zu Bulbillenbildung umgestimmt werden konnte. Verschiedene Male sind Experimente mit dieser Zielsetzung durchgeführt worden, jedoch erfolglos. Es wird behauptet, dass diese Art Umschläge möglich ist, bis jetzt aber nicht nachgewiesen werden konnte.

Bereits bei den Mischformen habe ich chasmogame Pflanzen in Kultur beschrieben, die vereinzelt Bulbillen ausgebildet haben. Dies kommt einem solchen Umschlag gleich. Da Pflanzen derselben Population unter gleichen Bedingungen zur gleichen Zeit kultiviert worden sind, die ausschliesslich chasmogame Blüten und keine Bulbillen ausgebildet haben, ist es recht schwierig, einen Auslöser für die Induktion dieser Einzelbulbillen anzugeben.

Bei der Grialetsch-Population sind Umschläge von Blüten- zu Bulbillenbildung bei 10 Stöcken aufgetreten. In den beiden folgenden Sommerperioden

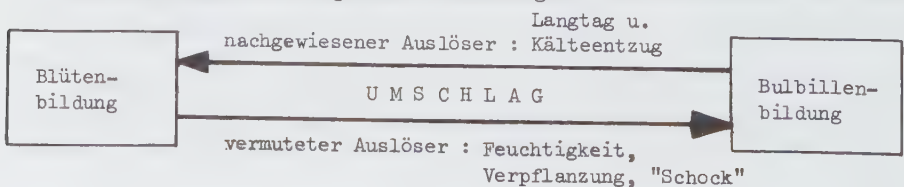
bilden die Stöcke nur chasmogame Blüten aus. Auch alle Pflanzen, die aus den Bulbillen dieser Stöcke gewachsen sind, weisen während zwei Vegetationsperioden nur chasmogame Blüten auf. Es handelt sich hier um eine aussergewöhnliche Erscheinung, die einmalig und zugleich massenhaft auftritt. Meines Erachtens kommen zwei mögliche Auslöser für diese Umschläge in Frage. Die Pflanzen werden von 2300 m ü. M. auf 430 m ü. M. gebracht. Anschliessend folgt eine längere Schlechtwetterperiode. Sie bewirkt grosse Feuchtigkeit, die die Bulbillenbildung stark fördert, wie dies auch bei Adventivwurzelbildung der Fall ist. Ob eines der beiden Ereignisse den Umschlag bewirkt hat oder ob es die Kombination beider gewesen ist, steht offen. Es wäre auch möglich, dass andere nicht beachtete Faktoren eine Rolle spielen. Jedenfalls könnte ein Schock der Auslöser dafür sein, dass innerhalb von drei Wochen Bulbillen an Stelle von Blüten wachsen.

Die Pflanze, die aus einem Samen eines solchen Stockes der Grialetsch-Population gezüchtet worden ist, weist in der ersten Vegetationsperiode mehrere Rispen mit ausschliesslich chasmogamen Blüten und zwei Rispen mit chasmogamen Blüten und Bulbillen auf. Hier muss nochmals ein Umschlag bei mehreren Aehrchen stattgefunden haben. Ein schockartiger Auslöser kann nicht angegeben werden, da eine ganze Pflanzenserie gleichzeitig unter gleichen Bedingungen, von derselben Pflanze stammend, kultiviert wird. Der Verdacht auf genetische Steuerung liegt nahe.

Das Herausschneiden der Hauptvegetationspunkte hat für das Gras ein intensiveres Wachstum der Seitentriebe zur Folge. Dieser Eingriff kommt einer Schockwirkung gleich. Er vermag die Pflanzen jedoch nicht von Bulbillen- zu Blütenbildung umzustimmen. Sie sind zur Zeit des Eingriffs wohl zu jung, dass eine Umstimmung in Frage kommen könnte. Blüten- und Bulbilleninduktion findet erst in einer späteren Entwicklungsphase statt.

5.4.3. Zusammenfassung

Abb. 5.3 Experimentell nachgewiesene Umschläge



5.4.4. Interpretation

Mehrmals ist beobachtet worden, dass an Stelle chasmogamer Blüten plötzlich Bulbillen ausgebildet worden sind. Es erweckt den Eindruck reiner Zufälligkeit, wenn an Rispen mit ausschliesslich chasmogamen Blüten einzelne Bulbillen wachsen. Die massenhaften Umschläge der Grialetsch-Population weisen eher darauf hin, dass ein modifizierender Auslöser in Form eines Schockes die genetische Umdisponierung in der Diasporbildung bewirkt. Bei Versuchen, bei denen Licht und Temperatur in ihrer Wechselwirkung getestet worden sind, haben bulbillenbildende Pflanzen, die gleichzeitig immer geschlossene Blüten aufweisen, keine Bulbillen mehr ausgebildet, sondern alle Blüten haben sich geöffnet, sie sind chasmogam. Hier liegt die Vermutung nahe, dass nur ein modifizierender Auslöser für den Umschlag erforderlich gewesen ist. Meines Erachtens spielen modifizierende Auslöser und genetische Kompetenz bei der Bildung chasmogamer Blüten oder Bulbillen eine Rolle.

Nach all den rätselhaften Erscheinungen bei den beschriebenen Experimenten vermute ich, dass es Pflanzen gibt, die nur chasmogame Blüten oder nur Bulbillen neben geschlossenen Blüten zu erzeugen vermögen. Sie schlagen nicht um, auch wenn sie durch entsprechende Faktoren von aussen beeinflusst werden. Phäno- und Genotyp entsprechen sich in diesen Fällen.

Daneben muss es viele Pflanzen geben, die sowohl Gene zur Bildung chasmogamer Blüten als auch von Bulbillen neben geschlossenen Blüten aufweisen. Bei den einen werden trotzdem ausschliesslich chasmogame Blüten produziert, bei den anderen nur Bulbillen neben geschlossenen Blüten. Die einen sind somit phänotypisch rein chasmogam, die anderen bulbillenbildend. Werden nun Samen von solchen phänotypisch chasmogamen Pflanzen, die jedoch beiderlei Gene besitzen, unter gleichbleibenden Umweltverhältnissen weitergezüchtet, bilden die jungen Pflanzen wieder nur chasmogame Blüten aus. Ebenso entwickeln sich aus Bulbillen junge Pflanzen, die erneut nur Bulbillen neben geschlossenen Blüten aufweisen. In die genetische Sprache übersetzt, würde dies etwa so lauten: Unter gleichbleibenden Umweltverhältnissen liest die RNS bei phänotypisch chasmogamen Pflanzen an der DNS wiederum chasmogam ab. Bei der Umsetzung dieser Information werden Proteine synthetisiert, die chasmogame Blüten erzeugen. Die Pflanze ist somit phänotypisch chasmogam, genotypisch

jedoch chasmogam und bulbillenbildend zugleich. Ähnlich verhält es sich bei den bulbillenbildenden Pflanzen mit geschlossenen Blüten. Die RNS liest an der DNS bulbillenbildend ab, gekoppelt mit der Bildung geschlossener Blüten. Es werden entsprechende Proteine synthetisiert, die Bulbillen und geschlossene Blüten erzeugen.

Wenn die klimatischen Faktoren verändert werden, die die Pflanze von aussen her beeinflussen, kann ein Umschlag auftreten. Hier könnten Regulatorgene mit im Spiel sein. Eine solche Veränderung wirkt sich nun vorerst auf die Regulatorgene aus, die ihrerseits eine Verschiebung beim Ablesen der RNS an der DNS bewirken. Bei einer bulbillenbildenden Pflanze wird nun nicht mehr bulbillenbildend abgelesen, sondern chasmogam. Entsprechende Proteine werden gebildet, die chasmogame Blüten erzeugen. In gleicher Weise kann eine Verschiebung von chasmogam nach bulbillenbildend stattfinden.

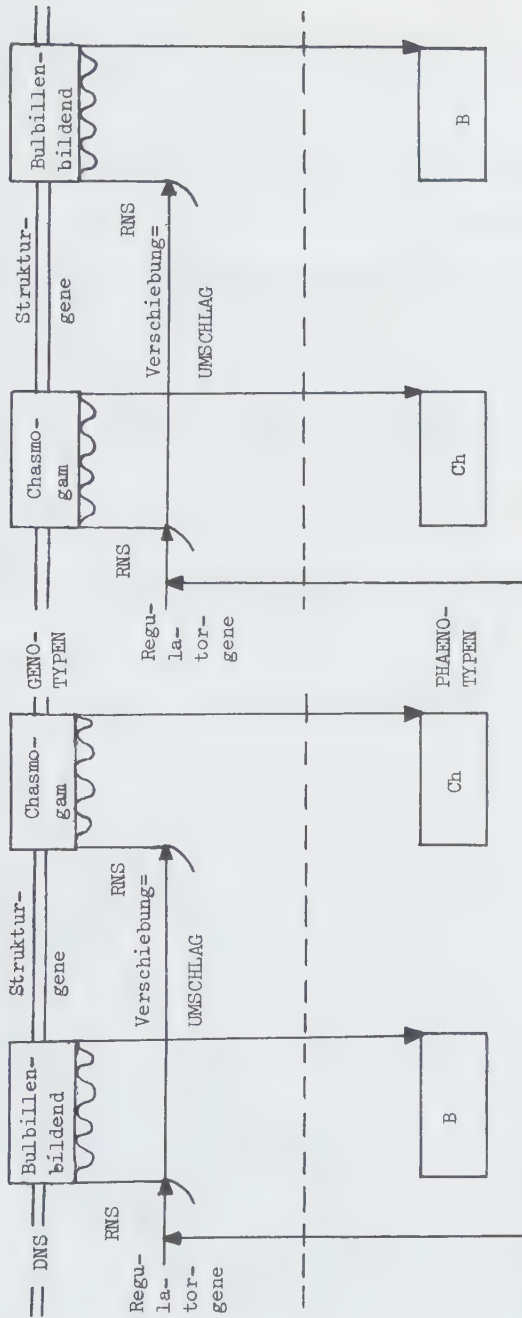
Bei den Mischformen wird gleichzeitig chasmogam und bulbillenbildend abgelesen. Auch hier können Verschiebungen auftreten. Unter extremer werdenden Umweltbedingungen werden oft nur noch Bulbillen und geschlossene Blüten ausgebildet. Die Blüten sind nicht mehr chasmogam. Jene Gene, die den Öffnungsmechanismus steuern, werden bei der Verschiebung inaktiviert. Der unterschiedliche Verlaubungsgrad innerhalb der Rispen einer Pflanze weist mit Sicherheit daraufhin, dass jede einzelne chasmogame oder geschlossene Blüte und Bulbille genetisch einzeln induziert werden muss.

Wichtig erscheint mir die Erkenntnis, dass Umschläge nicht nur durch Modifikation (Veränderung klimatischer Faktoren, andere Schockwirkungen) erklärt werden dürfen, aber auch nicht ausschliesslich genetisch gesteuert sind, wie dies bei einer Spontanmutation der Fall ist. Es handelt sich hier um ein äusserst kompliziertes Wechselspiel von Umweltfaktoren, die beeinflussen, und genetischer Kompetenz der Pflanze, wobei Regulatorgene eine wichtige Rolle spielen.

Schema zur Interpretation Abb. 5.4

Abb. 5.4 Schema zur Interpretation

1. Fall

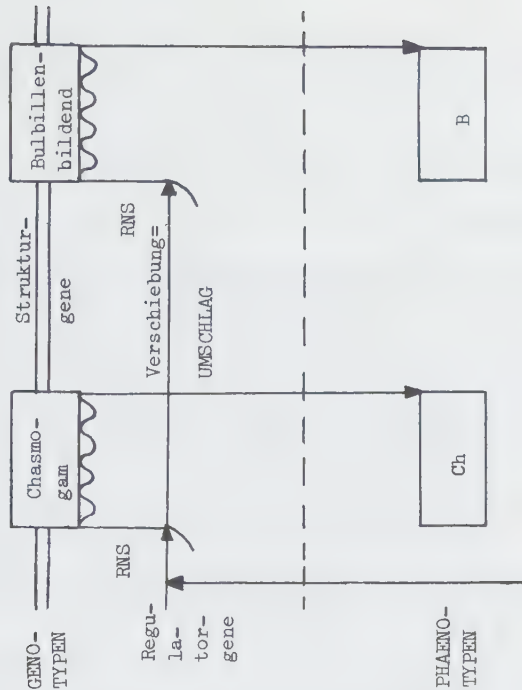


modifizierende
Ausseefaktoren

modifizierende
Ausseefaktoren

Legende B Bulbillenbildende Pflanzen mit geschlossenen Blüten
Ch Pflanzen mit ausschliesslich chasmogamen Blüten

2. Fall



6. ZYTOLOGISCH-EMBRYOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

6.1. Mikrotomschnitte

6.1.1. Bulbillen

6.1.1.1. Material und Methode

Ende Juni 1975 wird bei allen Populationen im Mattstockgebiet Bulbillenmaterial eingesammelt und in FAA (Gemisch von 90%-igem Alkohol, 40%-igem Formol, Eisessig und Wasser im Verhältnis 10:1:2:7) fixiert. Daraus werden Dauerpräparate hergestellt. Das fixierte Bulbillenmaterial, das vorerst sauber von den geschlossenen Blüten getrennt worden ist, wird zu diesem Zwecke entwässert, in Xylol übergeführt und in Paraplast eingebettet. Darauf werden die Objekte mit dem Mikrotom 15 μ m dick der Länge nach geschnitten und nach der Feulgen-Methode gefärbt. Pro Population werden je 5 bis 10 Bulbillen geschnitten, das heisst, es werden durchschnittlich 50 Objektträger mit solchen Längsschnitten hergestellt.

6.1.1.2. Morphologisch-anatomische Untersuchung

Auswahl der Objekte

Bereits anhand der ersten 100 Präparate aus verschiedenen Populationen kann beobachtet werden, dass neben rein vegetativem Gewebe in den Bulbillen auch mehr oder weniger gut ausgebildete Embryosäcke und Pollenkörner auftreten. Die Pollenkörner liegen meist frei zwischen den ausgewachsenen Bulbillenblättern. Ab und zu sind auch Antheren mit Pollenkörnern vorhanden. Gestützt auf diese Beobachtungen sind bei allen Populationen Mikrotomschnitte gemacht worden. Bei 4 Populationen ist am entsprechenden Wildstandort kein Material mehr gefunden worden. Beim Schneiden habe ich darauf geachtet, dass gut ausgebildete Bulbillen ausgewählt worden sind. Es handelt sich somit nicht um zufällig ausgewählte Bulbillen, sondern um vorgesichtete, ausgewachsene Exemplare.

Standortangaben der einzelnen Populationen bei Abb. 3,4

Quantitative Resultate Tab. 6.1

Tab. 6.1 Quantitative Resultate

Population		Exposition	Präparate (Zahlenangaben in %)				Generatives Gewebe	Vegetatives Gewebe
Nr.	Bezeichnung des Standortes		mit Pollenkörnern	mit Embryosäcken	mit Pollen und Embryos.			
1.	Niederschlagwald	SO	78,6	kein Material				
2.	Bärenfallweg	S-SO	76	0	2,4	81	19	
3.	Schiebenschmölli	SW	68,5	2	1	79	21	
4.	Oberfurgglen-Ost	S	26,6	1,9	3,7	74,1	25,9	
5.	Oberfurgglen-West	W	51,2	0	0	26,6	73,4	
6.	Unterfurgglen	S		0	7,3	58,5	41,5	
7.	Brendli	S		kein Material				
8.	Schlemmenboden-Nord	NO	11,5	3,3	0	14,8	85,2	
9.	Schlemmenboden-Süd	S	32,8	0	0	32,8	67,2	
10.	Strichboden	S	26,2	3,3	6,6	36,1	63,9	
11.	Ränzletten	W	15,4	6,2	1,6	23,2	76,8	
12.	Brunneneegg	W	8,2	5,5	1,4	15,5	84,9	
13.	Bruggenboden	SW	20	2,2	2,2	24,4	75,6	
14.	Hintermatt	SW	19,5	7,8	3,9	31,2	68,8	
15.	Hinterhöhi	SO		kein Material				
16.	Knutze	O	57,2	1,4	5,1	63,7	36,3	
17.	Tros	NO	31,4	2	5,9	39,3	60,7	
18.	Wannen	N	70,6	0	3,9	74,5	25,5	
19.	Vordermatt	N-NW	6,5	2,2	0	8,7	91,3	
20.	Unterhalb Bärenfall	SO	72,7	0	2,6	75,3	24,7	
21.	Bärenfallgrat	S	24,6	2,9	0	27,5	72,5	
22.	Mattstock unter dem Hüttli	S		kein Material				
23.	Walau	S	54,1	1,2	3,5	58,8	41,2	
24.	Rah bei den Hütten	O	51,5	0	3	54,5	45,5	
25.	Mättler-Höhi	NW	39,2	2,5	9,2	50,9	49,1	
26.	Oberhalb Unterfurgglen	SW	25	3,6	3,6	32,6	67,8	
27.	Mattstockweg	S	37,9	1	0	38,9	61,1	
28.	Gäudig	SW	42	2	6	50	50	
Durchschnittswerte von 24-Populationen			43,3	2,1	3	48,4	51,6	

6.1.1.3. Ergebnisse

Wenn bei den Populationen Material von Bulbillen vorliegt, kann neben vegetativem Gewebe immer auch generatives Gewebe nachgewiesen werden. Bei den Zahlenangaben handelt es sich immer um die Mittelwerte der 24 untersuchten Populationen. Durchschnittlich 48 % aller Präparate weisen generatives Gewebe auf, 52 % haben nur vegetatives Gewebe. Beim generativen Gewebe fallen 43 % auf Pollenkörner, 3 % davon weisen Pollenkörner und Embryosäcke auf, während 2 % ausschliesslich Embryosäcke enthalten. Da das Bulbillenmaterial nicht rein zufällig ausgewählt worden ist, sondern zweimal nach Grösse vorselektiert worden ist, sind diese Zahlen, absolut gesehen, zu hoch. Die einzelnen Populationen können trotzdem miteinander verglichen werden, da dieses Aussortierungsverfahren bei allen ungefähr in gleicher Weise angewendet worden ist.

Die Gesamtheit der Objektträger mit Bulbillenschnitten wird bei jeder Population als 100 % angenommen. Somit ergänzen sich die Präparate mit generativem und vegetativem Gewebe in den Zahlenwerten immer auf 100 %. Generatives Gewebe ist bei folgenden Populationen zu über 70 % nachgewiesen: 2.Bärenfallweg, 3.Schiebenchnölili, 4.Oberfurgglen-Ost, 18.Wannen, 20.Unterhalb Bärenfall. Es handelt sich mit Ausnahme der Population von Wannen immer um südlich exponierte, durchwegs geschützte Standorte. Wannen ist bereits bekannt durch seine ideale Lage trotz nördlicher Exposition. Die Population Vordermatt weist 8,7 % Präparate mit generativem Gewebe auf. Dieser Wert ist auffallend niedrig. Es handelt sich dabei um jenen Standort, der am stärksten exponiert ist. Unter 20 % liegen die Zahlenwerte auch bei 8.Schlemmenboden-Nord und 12.Brunnenegg. Diese beiden Populationen wachsen an zügigen Standorten mit nördlicher und westlicher Exposition.

Pollenkörner werden in den Präparaten von allen Populationen gefunden. Mit Ausnahme der 9.Population von Schlemmenboden-Süd sind mehr oder weniger gutentwickelte Embryosäcke ebenfalls bei allen nachweisbar. Prozentual sind jedoch die Embryosäcke viel schwächer vertreten als die Pollenkörner. Dies hängt mit der Schneidetechnik zusammen. Enthält eine Bulbille Pollenkörner, die bereits von den Antheren freigegeben worden sind, kann man Pollenkörner in sozusagen allen Längsschnitten beobachten. Weist die Bulbille dagegen

einen mehr oder weniger gut ausgebildeten Embryosack auf, sind es höchstens 5 Schnitte pro Objekt, bei denen dies ersichtlich wird. Daneben liegen immer einige Schnitte mit rein vegetativem Gewebe vor.

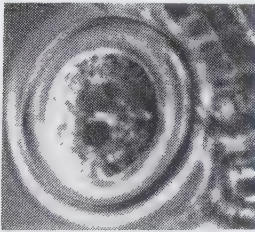
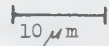
6.1.2. Bulbillen und chasmogame Blüten im Vergleich

6.1.2.1. Material und Methode

Im Juni 1975 werden bei einigen Populationen auch chasmogame Blüten eingesammelt und in FAA fixiert, wobei sie sich schliessen. In gleicher Weise werden Dauerpräparate hergestellt, wie dies unter 6.1.1.1. bei Bulbillen beschrieben wird. Pollenkörner und Embryosäcke werden bei den Präparaten von Bulbillen und chasmogamen Blüten untersucht und miteinander verglichen.

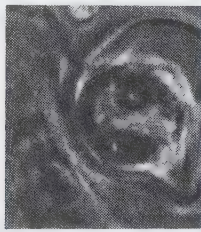
6.1.2.2. Untersuchung an Pollenkörnern

Abb. 6.1 - 6.3 Einzelne Pollenkörner von Bulbillen



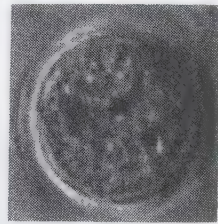
Pollenkorn mit 1 Kern

12. Population:
Brunnenegg



Pollenkorn mit 2 Kernen

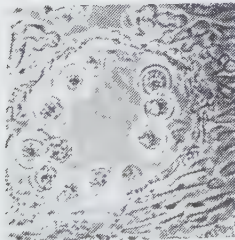
12. Population:
Brunnenegg



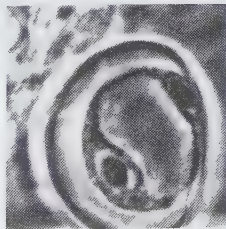
Pollenkorn mit 3 Kernen

24. Population:
Rah bei den Hütten

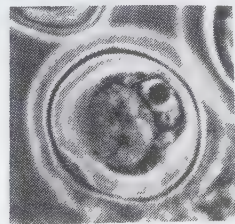
Abb. 6.4 - 6.6 Ausschnitte von chasmogamen Blüten der 4. Population vom Schiebenchnölli



Anthere mit Pollen



Pollenkorn mit Vakuole
und 2 Kernen

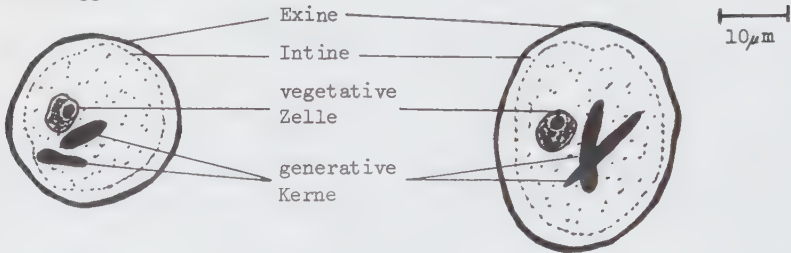


Pollenkorn mit Apertur-
stelle

Abb. 6.7 Vergleich von entwickelten Pollenkörnern

Pollenkorn aus einer
Bulbille
(Brunnenegg)

Pollenkorn aus einer
chasmogamen Blüte
(Schiebchnölili)



Die reifen Pollenkörner liegen bei Bulbillen und chasmogamen Blüten im Dreikernstadium vor. Allgemein stimmen sie in der Grösse überein.

6.1.2.3. Untersuchung an Embryosäcken

Abb. 6.8 Embryosack einer Bulbille

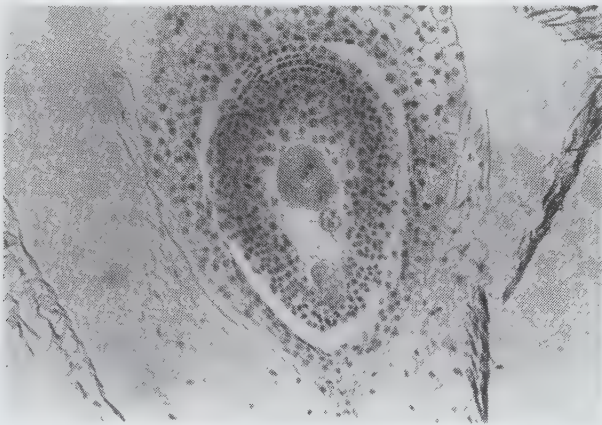
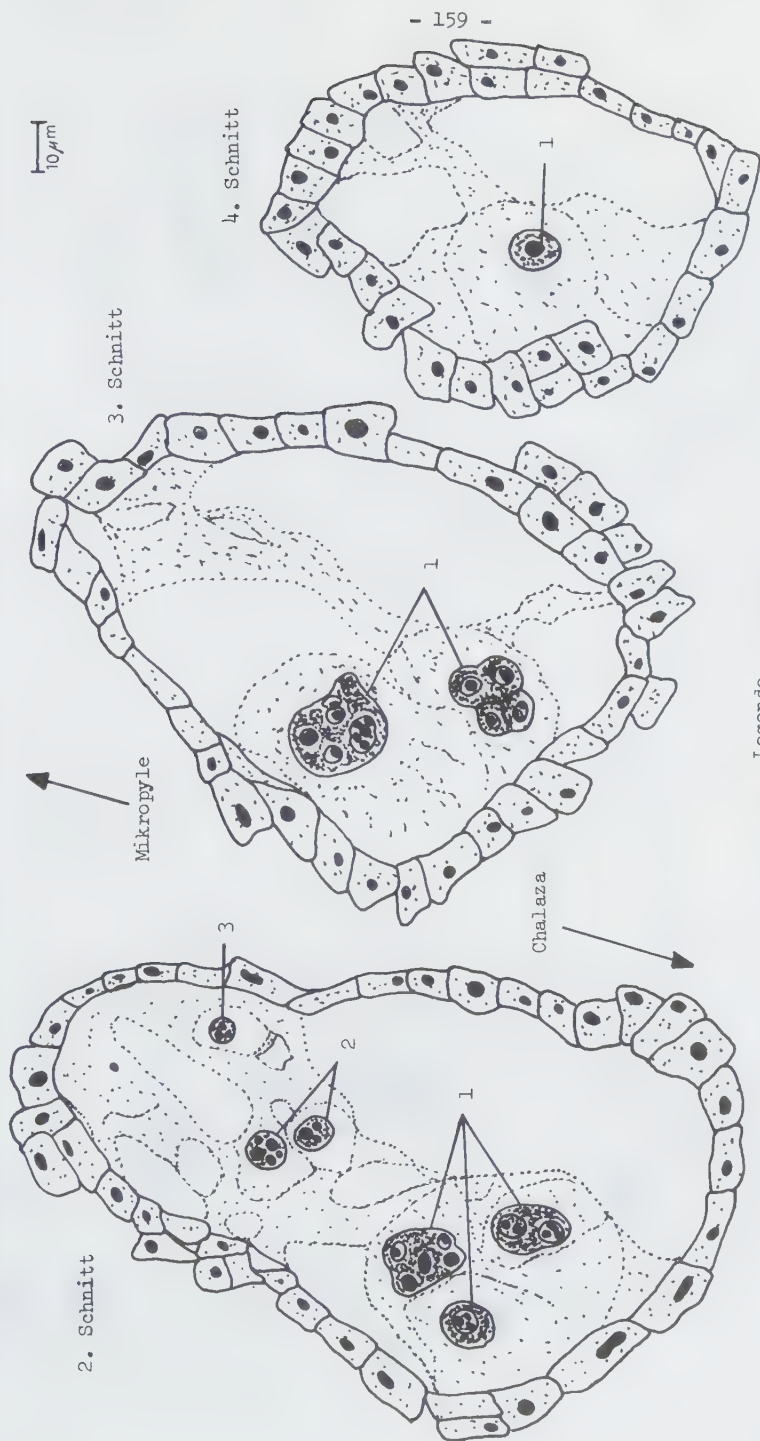


Abb. 6.9 Embryosack einer Bulbille (Mikrotom-Längsschnitte, $15\mu\text{m}$ dick) von der L3-Population: Etagenboden

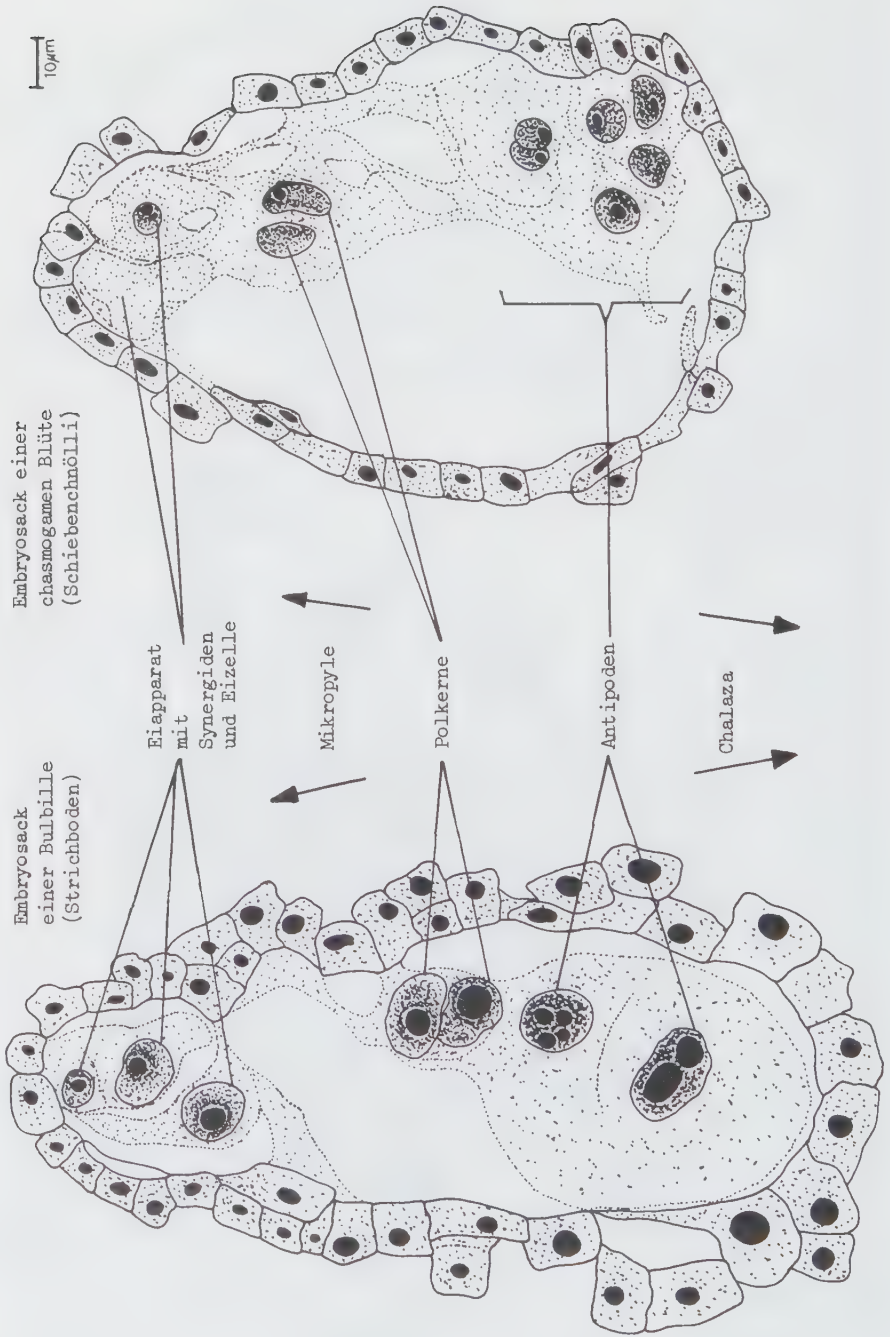


2., 3. und 4. Schnitt mit
generativem Gewebe

Alle restlichen Schnitte mit
rein vegetativem Gewebe

Legende

Abb. 6.10 Vergleich von entwickelten Embryosäcken (Längsschnitte, $15\mu\text{m}$ dick)



6.1.2.3. Wichtige Literaturangaben

Pollenkörner

Autor	Aussage
Exo (1916)	Bei <u>Poa alpina vivipara</u> weist die Exine eine Austrittsstelle für den Pollenschlauch auf, die verhältnismässig klein ist und bisweilen an dieser Stelle eine ringartige Verdickung aufweist. Manche Pollenkörner sind ohne Inhalt, andere haben neben dem vegetativen Kern eine generative Zelle. Zwei generative Kerne können nirgends beobachtet werden. Alle Auskeimungsversuche sind bei diesen Pollenkörnern erfolglos. Verlust der Keimfähigkeit? Bei <u>Poa alpina fructifera</u> bilden sich bei Pollenkörnern vereinzelt Pollenschläuche aus.
Håkansson (1943)	Bei sexuellen Sippen haben reife Pollenkörner nackte Sperma-kerne, die sehr langgestreckt, oft halbmondförmig gekrümmt sind, zugespitzte Enden, deutliche Netzstruktur und keinen Nucleolus haben. Die PMZ-Teilung in den Antheren erfolgt später als die EMZ-Teilung im Nucellus. Bei den Apomikten erscheinen die Spermakerne kürzer als bei den sexuellen Sippen, auch gelangen die Pollenschläuche später zum Embryosack als bei den Sexuellen.
Nygren (1954)	<u>Poa alpina vivipara</u> ist fähig, Pollen zu produzieren.

Embryosäcke

Autor	Aussage
	Sexuelle Sippen
Håkansson (1943)	Die EMZ ist gross und teilt sich früher als die PMZ. Der Embryosack wird nicht von einer bestimmten Makrospore gebildet, oft ist es die dritte, oft die vierte (chalazale). Meist bildet sich nur ein Embryosack im Nucellus aus, der haploid ist und dessen Eikern einen Nucleolus aufweist. Die Synergiden haben hin und wieder spezielle Strukturen: Gekrümmte Spitzen, filar. Die Polkerne verschmelzen oft zu einem Zentralkern mit zwei Nucleolen. Die Antipoden sind zweikernig und persistieren lange nach der Befruchtung. Es sind 4 bis 5 Antipoden vorhanden.
Rutishauser (1967/1969)	Bei Gramineen sind die Antipodenkerne häufig in grösserer Zahl vorhanden. Ihre Bedeutung ist unbekannt.

Autor	Aussage
	Apomikten
Håkansson (1943)	Es wird nie mehr als ein Embryosack im Nucellus beobachtet. Er weist zwei Nucleolen auf, die gross sind, was wahrscheinlich auf der Diplosporie beruht. Die Polkerne verschmelzen häufig zum Zentralkern. Sie wachsen oft schon vor der Befruchtung stark. Einige Male sind 3 Polkerne beobachtet worden. Die Synergiden sind gleich beschaffen wie bei den Sexuellen.
Müntzing (1940)	Nach genauen Untersuchungen verläuft die Embryosackentwicklung nach dem Antennaria-Schema. Dieses Schema wird dort gefunden, wo sich die Embryosäcke der sexuellen Verwandten nach dem Polygonum-Typus entwickeln. Bei der Entwicklung
Åkerberg (1943)	nach dem Antennaria-Schema liegt vollständige Unterdrückung der Meiose vor. Dies führt zum Ausfall der Tetradenbildung, so dass die EMZ direkt in die Embryosackzelle umgewandelt wird.
Håkansson (1943/1944)	
Åkerberg u. Bingefors (1953)	
Rutishauser (1967/1969)	Beim Antennaria-Schema ist die RT_1 extrem reduziert, die RT_2 fällt aus. Die Sporogenese ist auf einen kleinen Bereich beschränkt. Die erste Teilung der EMZ ist scheinbar rein mitotisch, sie wird als erster Schritt der Gametogenese aufgefasst. Darauf folgen Polarisierung, zweite und dritte Mitose. Schliesslich bilden sich die Wände, wobei die 8 Kerne abgetrennt werden. Beim Antennaria-Schema verschmelzen die Polkerne nicht, sondern legen sich höchstens nebeneinander.
Befruchtung	
Autor	Aussage
	Sexuelle Sippen
Håkansson (1943)	Die Endospermentwicklung setzt ein, bevor sich der Embryosack weiterentwickelt. Auch bei ausbleibender Befruchtung der Polkerne entwickelt sich der Embryosack völlig normal bis zu einer bestimmten Grösse. Dann wird das Wachstum des Embryos eingestellt.
	Apomikten
Håkansson (1943)	Es kann eine Doppelbefruchtung beobachtet werden. Ein Spermakern dringt in die Eizelle ein und befruchtet den Eikern, der andere Spermakern dringt ins Zytoplasma ein und befruchtet den Zentralkern. Der Pollenschlauch leert sich unter Mitwirkung einer Synergide. Er gelangt später zum Embryosack als bei den Sexuellen. Tritt keine Befruchtung der Polkerne oder der Zentralzelle ein, bildet sich kein Endosperm aus.

Autor	Aussage
-------	---------

Rutishauser (1967/1969)	Die Apomikten von <u>P. alpina</u> gehören zu den bestuntersuchten pseudogamen Pflanzen. Die Befruchtung der Eizelle fällt aus, jene der Polkerne bleibt erhalten. Anstelle einer doppelten findet eine einfache Befruchtung statt. Nur das Endosperm muss durch Befruchtung zur Entwicklung angeregt werden. Pseudogamie ist kein Sexualitätsverlust, sondern die Sexualität wird durch die Tendenz der Pseudogamie überdeckt. Es bestehen Beziehungen zwischen Entwicklungstypen reduzierter und nicht reduzierter diplosporer Embryosäcke. Apomikten behalten in der Regel die Mechanismen der Embryosackentwicklung sexueller Arten soweit als möglich bei und ändern sie nur insoweit ab, als sich dies automatisch aus dem Ausfall der ersten oder beider Meiosen ergibt.
----------------------------	---

Sexuelle Sippen und Apomikten

Håkansson (1943)	Die Eizelle kann sich mit oder ohne Befruchtung entwickeln, während die Befruchtung der Polkerne obligat ist. Ohne Befruchtung der Polkerne wird weder Endosperm gebildet, noch werden keimfähige Samen erhalten.
---------------------	---

6.1.2.4. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse

Anhand der untersuchten Mikrotomschnitte lassen sich sexuelle und apomiktische Pflanzen nicht unterscheiden, da weder eine Meiose der PMZ, beziehungsweise der EMZ, noch irgend ein Befruchtungsstadium vorliegt. Es können nur chasmogame Blüten und Bulbillen mit Pollenkörnern und Embryosäcken verglichen werden.

Pollenkörner

Sie sind sowohl bei Bulbillen wie bei chasmogamen Blüten rundlich und häufig unregelmässig zusammengeschrumpft, mit und ohne Inhalt. Die Exine hat eine Austrittsstelle mit ringwallartiger Verdickung, wie bereits bekannt ist. Bei Bulbillen und chasmogamen Blüten liegen Pollenkörner im Ein-, Zwei- und Dreikernstadium vor. Bei der ersten Pollenkornmitose entstehen eine kleinere generative und eine grössere vegetative Zelle. Der generative Kern teilt sich bei der zweiten Pollenkornmitose, so dass schliesslich zwei generative Kerne vorliegen. Das Alpenrispengras gehört somit zu jenen Angiospermen, deren Pollenkörner bereits vor dem Ausschütten im Dreikernstadium vorliegen. Bis anhin sind nur Zweikernstadien beobachtet worden.

Das aufgezeichnete Pollenkorn aus der Bulbille ist kleiner als dasjenige aus der chasmogamen Blüte. Die beiden Spermakerne sind ebenfalls kürzer. Dies gilt jedoch nicht allgemein, wie die Beobachtungen zeigen.

Embryosäcke

Die Ausdifferenzierung des weiblichen Gametophyten vom Archesporgewebe bis zum 8-kernigen Embryosack kann durch die Mikrotomschnitte nur bruchstückartig belegt werden. Wenn bei chasmogamen Blüten Embryosäcke gefunden worden sind, liegen sie immer im Achtkernstadium vor, während bei den Embryosäcken in Bulbillen Ein-, Vier- und Achtkernstadien vorhanden sind. Die Embryosackentwicklung scheint bei chasmogamen Blüten rasch und vollständig abzulaufen, indes bei den Bulbillen häufig Störungen auftreten, dass die Entwicklung nicht vollständig ablaufen kann. Es ist neu, dass auch Bulbillen generatives Gewebe aufweisen. Bis anhin wurde angenommen, dass sie aus reinvegetativem Gewebe bestehen (Exo 1916). Bei den untersuchten Embryosäcken von Bulbillen und chasmogamen Blüten fehlen jegliche Entwicklungsschritte, die auf Meiose hindeuten könnten. Einige Spezialisierungen, die von anderen Autoren bereits beschrieben worden sind, können beobachtet werden. Es können 3 Polkerne und in mehreren Fällen auch mehrere Antipodenkerne gezählt werden.

Wenn die Embryosäcke der Bulbillen und chasmogamen Blüten im gleichen Entwicklungsstadium vorliegen, kann man sie morphologisch nicht unterscheiden. Dies wird aus der Gegenüberstellung ersichtlich. Ob sie auch im Entwicklungsvorgang übereinstimmen, ist fraglich, da nicht gesagt werden kann, ob sie zu den sexuellen Pflanzen oder zu den Apomikten gehören. Der Verdacht, dass die Bulbillen von einer apomiktischen Pflanze stammen, ist naheliegend. Die chasmogamen Blüten könnten jedoch von einer sexuellen Pflanze oder einer Apomikten abgelöst worden sein.

6.2. Quetschpräparate

6.2.1. Untersuchungen an Pollenkörnern

6.2.1.1. Material und Methode

Im Mai 78 wird im Freiland des Botanischen Gartens von kultivierten, chasmogamen Pflanzen junges Rispenmaterial eingesammelt. Die Rispen befinden sich noch im Knosperzustand. Nur wenige Zentimeter über der Erde sind die Rispenden sichtbar, zum grössten Teil noch von den Blattscheiden und -spreiten umhüllt. Das Material wird in Carnoy-Lösung (Gemisch von 92%-igem Alkohol, Eisessig und Chloroform im Verhältnis 6:3:1) fixiert. Tiefgekühlt kann das Material längere Zeit aufbewahrt werden. Antheren, die noch gelbgrün sind, werden aus den Aehrchen herauspräpariert, auf dem Objektträger aufgeschnitten und die Pollenkörner herausgepresst. Dann wird ein Tropfen Karminessigsäure dazugegeben, das Deckglas daraufgelegt und der Objektträger über der Bunsenflamme leicht erhitzt. Anschliessend wird das Material mit dem Daumen leicht gequetscht. Die Quetschpräparate werden mit dem Phasenkontrastmikroskop bei einer 800-fachen Vergrösserung untersucht und die Chromsomen ausgezählt. Einige Platten werden fotografiert.

Im Juli 78 wird Rispenmaterial von chasmogamen Pflanzen und von Pflanzen der Mischform an drei Wildstandorten im Mattstockgebiet eingesammelt. Rein chasmogames Material wird bei der 22. Population am Mattstock unter dem Hüttli geholt. Das Mischformmaterial stammt von der 20. Population unterhalb Bärenfall und von der 2. Population am Bärenfallweg. Das fixierte Material in Carnoy-Lösung wird in gleicher Weise präpariert, wie es oben beschrieben ist. Es werden auch Vergleiche angestellt zwischen dem Material, das von der Kultur stammt, und demjenigen, das von Wildstandorten kommt.

6.2.1.2. Chromosomenauszählungen

Material von Kulturen Tab. 6.2

Material von Wildstandorten Tab. 6.3

Tab. 6.2 Chromosomenauszählungen an Material von Kulturen

Ursprünglicher Standort	Nummer des Stockes	Pflanzendame	Haploider Chromosomensatz n			
			1. Präparat	2. Präparat	3. Präparat	4. Präparat
Mattstockgebiet	1	Ch	20,21	19,19,22,20	19	22
	2	Ch	21	20	13,13,14,13	14,12,14,12,14
	3	Ch	13	13,12	12,15,14,12	
	4	Ch	15,14,15,13,12,13	13,12		
	5	Ch	12	11		
	6	Ch	11			
	7	Ch	7	8	7	11
	8	Ch	14,13			7-8
	9	Ch	14,13,12,13,14	10	11	13-14
	10	Ch	15	18,17	15,17,18,19,18	10-14
	11	Ch	11	12		15-19
	12	M	14,16,15,17,15,15			11-12
	13	M	17,20	22	18	14-20
	14	M	19,18,20,20,23			18-23
	15	M	17,20,19			17-20
	16	M	18,20,19,20,18			18-20
	17	M	21,23			21-23
Binntal	18	Ch	12,12,14,15,13	12,12,13,12		12-15
	19	Ch	13	14,12,14		12-14
Mythengebiet	20	Ch	13,14	14,16,13,14		13-16
	21	Ch	13,12,12	12,13	12,11,13	11-13
Grialettschgebiet	22	M	19,18,18	19,18	18,18,18,20,17	17-20
	23	M	16,15,16,15	18,18	16	15-18
	24	M	17,16	17,15		15-17
	25	M	14,18	16,17,16,17		14-18

Legende Ch Chasmogame Pflanzen M Pflanzen der Mischform

Tab. 6.3 Chromosomenauszählungen an Material von Wildstandorten

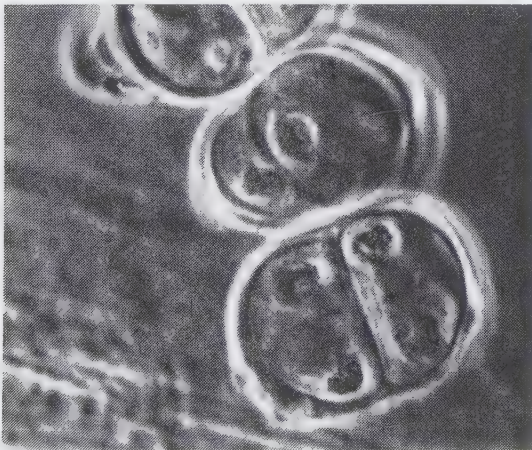
Wild-standort	Nummer des Stockes	Phäno-deme	Präpa-rate	Haploider Chromosomensatz n	
				Einzelne Auszählungen	total
22.Population Mattstock un- ter dem Hütt- li	25	Ch	1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8.	15,13,13 15,15,16 14,15,15,14,12 13,14 11,13,12,11 13 11 15	11-16
2.Population Bärenfallweg	26	M	1. 2.	20 20	20
2.Population Bärenfallweg	27	Ch	1. 2.	11 11	11
20.Population Unterhalb Bä- renfall	28	Ch	1.	20,21	20-21

Legende Ch Chasmogame Pflanzen M Pflanzen der Mischform

6.2.1.3. Fotomikroskopische Aufnahmen

Material von Kulturen

Abb. 6.10 Stock 2, Schiebenchnölili im Mattstockgebiet

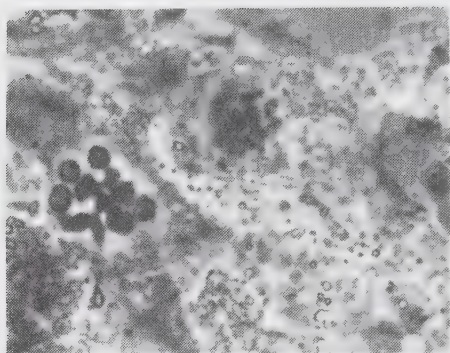


50 μm

Pollenkörner in
Entwicklung

Abb. 6.11 Stock 5, Mattstock unter dem Hüttli, chasmogame Pflanze

5 μ m



Pollenkornmeiose

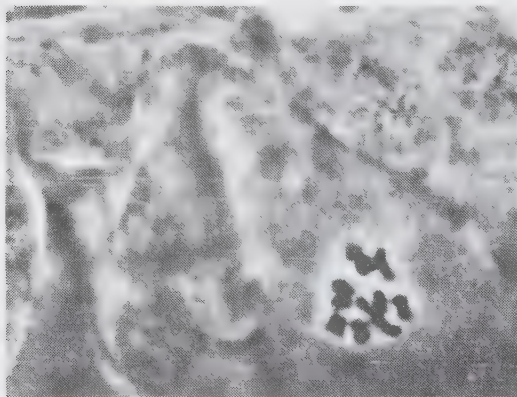
Metaphase I

n = 11

Material vom Wildstandort

Abb. 6.12 Stock 25, Mattstock unter dem Hüttli, chasmogame Pflanze

5 μ m



Pollenkornmeiose

Metaphase I

n = 11

6.2.2. Untersuchungen an Wurzelspitzen

6.2.2.1. Material und Methode

Bei 20 verschiedenen Stöcken in Kultur, die ursprünglich von Wildstandorten im Mattstockgebiet stammen, werden im Sommer 78 Wurzelspitzen eingesammelt und in FAA (Gemisch von 90%-igem Alkohol, 40%-igem Formol, Eisessig und Wasser im Verhältnis 10:1:2:7) fixiert. Daraus werden Präparate nach der Feulgen-Quetschmethode (Darlington, La Cour 1963) hergestellt. Ohne spezielle Behandlung der Wurzelspitzen lässt sich das Material schlecht quetschen. Die Chromosomen bleiben ineinander haften und sind häufig nicht eindeutig zählbar. Das Material enthält relativ wenig Metaphasestadien. Aus diesen Gründen habe ich nur bei 6 Pflanzen die Chromosomen auszählen können.

6.2.2.2. Chromosomenauszählungen

Tab. 6.4

Ursprünglicher Standort	Nummer des Stockes	Phänodeme	Diploider Chromosomensatz 2n
Mattstockgebiet	29	Ch	14 - 16
	30	Ch	14 - 20
	31	M	mindestens 40
	32	M	25 - 30
	33	B	24 - 30
	34	B	20 - 30

Legende Ch Chasmogame Pflanzen
 M Pflanzen der Mischform
 B Bulbillenbildende Pflanzen

6.2.3. Wichtige Literaturangaben

Pollenkornmeiose

Autor Aussage

Müntzing
(1940) Mit zunehmender Tendenz zur Apomixis wird auch die männliche Meiose aberranter, um schliesslich völlig auszufallen. Er findet für eine Rasse von P. alpina ($2n=33$) in den Meiosen der PMZ Multivalente (Trivalente und Quadrivalente) neben Bi- und Univalenten. Er meint, dass ein solches meiotisches Verhalten charakteristisch ist für unbalancierte partiell auto- und aneuploide Individuen. Wahrscheinlich wird die Paarung der Chromosomen genotypisch kontrolliert. Es schei-

Autor	Aussage
Müntzing (1940)	nen sowohl bei den sexuellen wie bei den pseudogamen Biotypen allein die Homologieverhältnisse für den Ablauf der Meiose entscheidend zu sein. Die Meiose in einem sexuellen Stamm ist vom gleichen Typ wie in den PMZ der apomiktischen Biotypen. Die häufigsten Abweichungen sind dort zu finden, wo nicht reduzierte Gameten vorliegen.
Müntzing (1946) Håkansson (1948)	Bei den diploiden Sippen ($2n=14$) werden im Pollen bis zu 8 B-Chromosomen gefunden. Sie paaren sich in der Meiose nie mit den A-Chromosomen, paaren sich aber meist unter sich. Sie sind fast immer in gerader Anzahl vorhanden. Nicht gepaarte B-Chromosomen teilen sich in der 1. Anaphase nicht und werden während der 2. Teilung eliminiert. Die Pollenmeiosen sind trotz der B-Chromosomen normal. In den sekundären Wurzeln werden keine festgestellt, während in der Primärwurzel noch die dem Pollen entsprechende Zahl von B-Chromosomen vorhanden ist.
Nygren (1950)	Es liegen cytologisch-embryologische Untersuchungen an einem arktischen Biotyp von <u>P. alpina vivipara</u> vor. Die zwei Klone von Zentralnorwegen weisen Zahlen auf von $n = 14-29$.
Milinkovic (1957)	Die Ergebnisse von Müntzing (1946) und Håkansson (1948) werden bestätigt.

Chromosomenzahlen

Autor	Aussage
Stählin (1929)	Vivipare Form eines mitteleuropäischen Typs mit $2n = 42$.
Müntzing (1933)	Es werden Chromosomenzahlen von schwedischen und schweizerischen Biotypen bestimmt. 13 verschiedene Zahlen liegen vor. $2n = 22-38$. 11 davon sind aneuploid.
Flovik (1938)	Vivipare Form aus dem arktischen Norwegen mit den Zahlen $2n = 33, 42, 44$.
Müntzing (1940)	Vivipare Biotypen der Schweiz mit $2n = 26, 33$. Polymorphes, sexuelles Material von der Fürstenalp, Graubünden mit $2n = 21-64$. Polymorphes Material von Gotthard, Oberalp, Arosa, Rigi, Hasliberg, wobei keine einzige rein sexuelle Sippe vorliegt, mit $2n = 25-57$.
Håkansson (1943)	Sexuelles Material aus der Schweiz: $2n = 22, 23, 24, 25, 31$.
Nygren (1949)	Der Grad der Viviparie hängt von der Chromosomenzahl ab.

Autor	Aussage
Nygren (1950)	Vivipare Formen aus Skandinavien weisen Chromosomenzahlen von $2n = 36-57$ auf.
Håkansson (143,1948)	
Müntzing (1932,1940, 1946,1966)	Bei <u>P. alpina</u> kommen apomiktische Sippen mit zahlreichen aneuploiden Chromosomenzahlen vor. Die Chromosomenzahlen variieren stark. Sie werden angegeben mit $2n = 14-64$.
Müntzing u. Nygren(1955) Nygren(1956)	Es handelt sich dabei um apomiktische und sexuelle Sippen.
Skalińska (1952,1954, 1955)	Alpen und Tatragebirge : $2n = 14-35$ } Vivipare Typen Nordische Zentren : $2n = 33-54$ } Nach Skalińska handelt es sich beim Typ mit der niedrigsten Chromosomenzahl um die älteste Form der Pflanze. Jede geographische Region zeigt ihre speziellen Chromosomenzahlen. Alpine Oekotypen in ausgesetzten Habitaten auf Granit weisen höhere Chromosomenzahlen auf als subalpine in geschützten Lagen auf Kalk. Hohe Chromosomenzahlen ermöglichen der Pflanze die Ausbreitung in nordischen Ländern, während bei Pflanzen mit niedrigen der Prozess der Migration ausgeschlossen scheint.
Davis & Heywood (1963)	Apomixis ist mit Polyploidie vereinigt. Beim Alpenrispengras werden Chromosomenzahlen angegeben mit $2n = 14-56$. Chromosomale Aberranten sind eine Seltenheit.
Löve u. Ritchie (1966)	Material aus Kanada weist $2n = 42$ auf.
Bolchowskich (1969)	Die Apomikten zeigen in der geographischen Verteilung eine gut markierte Unterscheidung: Zentraleuropa mit niedrigen Chromosomenzahlen: $2n = 14-35$ Hoher Norden mit höheren Chromosomenzahlen : $2n = 33-57$ Die Zahl der B-Chromosomen schwankt zwischen 1 und 12. Bemerkenswert ist ihre Abwesenheit in vegetativen Geweben und ihr Auftreten in geraden Zahlen.
Engelskjøn (1979)	<u>P. alpina</u> L.var. <u>alpina</u> : $2n = 31-52$ <u>P. alpina</u> var. <u>vivipara</u> L.: $2n = 32-52$ Es handelt sich um Untersuchungen an norwegischen Pflanzen. Die Durchschnittswerte der Zahlenangaben beider Typen liegen bei $2n = 37$.

6.2.4. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse

6.2.4.1. Vergleiche

Die genauen Angaben für die verschiedenen Vergleiche sind den Tabellen

6.2 - 6.4. entnommen und neu kombiniert worden.

Pollenkörner von chasmogamen Pflanzen und Pflanzen der Mischform

Tab. 6.5

Anzahl Chromosomen pro Platte (n)	Individuenzahl			
	Chasmogame Pflanzen		Pflanzen der Mischform	
	Kultur	Wildstandort	Kultur	Wildstandort
7	1			
8	1			
9	0			
10	1			
11	5	2		
12	8	1		
13	8	1		
14	7	1	2	
15	3	1	3	
16	1	1	4	
17	1		5	
18	1		5	
19	3		4	
20	2		5	1
21	2		1	
22	2		1	
23			2	
Durchschnittliche Chromosomenzahl	14,7 ~ 15		18,1 ~ 18	

Abb. 6.13 und Abb. 6.14

Pollenkörner - Wurzelspitzen

Die ausgezählten Chromosomen von Wurzelspitzen (2n), die in Tab. 6.4 zusammengestellt sind, werden je halbiert, um sie mit den Angaben der Pollenkörner (n) vergleichen zu können. Es liegen auch Auszählungen von Chromosomen an Wurzelspitzen von bulbillenbildenden Pflanzen vor. Auch diese Zahlen werden halbiert und in der Abb. 6.15 eingetragen, um sie mit chasmogamen Pflanzen und Pflanzen der Mischform vergleichen zu können. Bei den einzelnen Stöcken wird jeweils die ganze Streuung der Chromosomenzahlen, die gefunden worden ist, in der Abbildung aufgezeichnet. Die Angaben liegen in Tab. 6.2 - 6.4 vor.

Abb. 6.15

Abb. 6.13 Verteilung der Chromosomenzahlen bei Pollenkörnern von chasmogamen Pflanzen

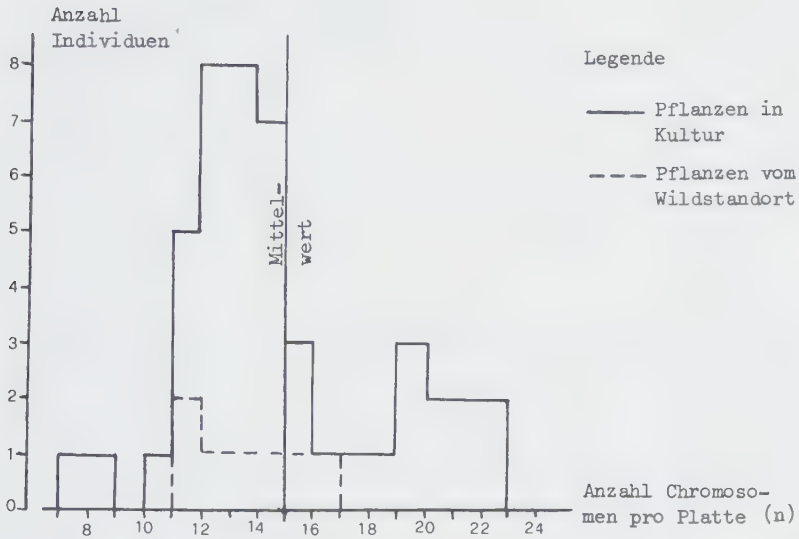
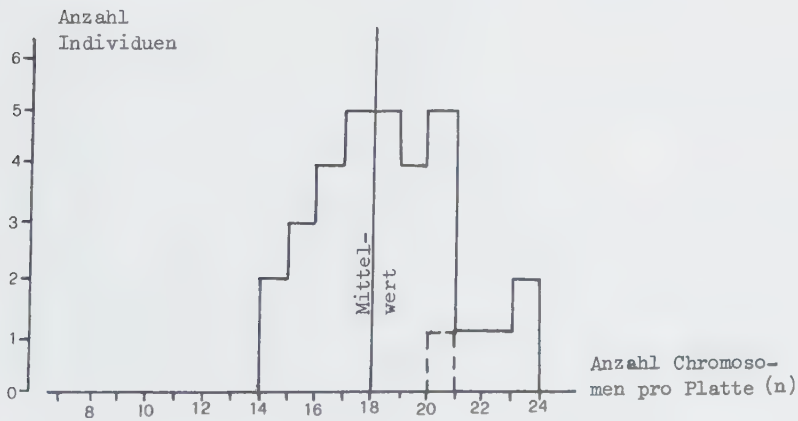


Abb. 6.14 Verteilung der Chromosomenzahlen bei Pollenkörnern von Pflanzen der Mischform



Chromosomenzahlen bei zwei Pflanzen der Mischform

Tab. 6.6

Ursprünglicher Standort	Nummern der Stöcke	Phänodeme	Chromosomen bei Pollenkörnern (n)	Chromosomen bei Wurzelspitzen (2n)
Mattstockgebiet	12 und 32	M	14-20	25-30
	15 und 31	M	18-20	mindestens 40

Bei den Nummern der Stöcke 12 und 32, beziehungsweise 15 und 31 handelt es sich je um dieselbe Pflanze.

6.2.4.2. Resultate

Die Verteilung der Chromosomenzahlen bei Pollenkörnern von chasmogamen Pflanzen weist zwei Maxima auf. Das Maximum um $n = 13$ ist viel ausgeprägter als jenes um $n = 20$. Die Verteilung der Chromosomenzahlen bei Pollenkörnern von Pflanzen der Mischform hat nur ein Maximum bei $n = 18$. Durchschnittlich haben Pflanzen der Mischform eine höhere Chromosomenzahl ($n \sim 18$) als chasmogame Pflanzen ($n \sim 14$).

Bei Pollenkörnern von chasmogamen Pflanzen aus der Ostschweiz (Mattstockgebiet), der Zentralschweiz (Mythen) und aus dem Oberwallis (Binntal) werden ähnliche Chromosomenzahlen gefunden. Sie liegen zwischen $n = 10$ und $n = 15$. Einige Pflanzen vom Mattstockgebiet fallen durch extreme Chromosomenzahlen auf, relativ hohe mit $n = 19-22$ und die niedrigsten mit $n = 7-8$, die gefunden worden sind. Bei den chasmogamen Pflanzen mit den niedrigsten Chromosomensätzen handelt es sich mit grosser Wahrscheinlichkeit um rein sexuelle Exemplare. Dies kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, da keine Embryosackentwicklung beobachtet worden ist.

Die Chromosomenzahlen der Pflanzen von der Mischform vom Mattstockareal sind mit Ausnahme eines Exemplares nur wenig höher als bei den Pflanzen der Mischform vom Grialetschgebiet. Das Bulbillenbildungsphänomen zeigt sich bei den entsprechenden Pflanzen vom Mattstock phänotypisch ausgeprägter als bei den Pflanzen vom Grialetsch (1. Generation nach dem Umschlag).

Bei Mischformen und chasmogamen Pflanzen mit höheren Chromosomenzahlen könnte es sich um Apomikten handeln. Embryosackentwicklungen und Befruchtungsvorgänge solcher Pflanzen sind nicht beobachtet worden. Somit fehlen die wichtigen Belege.

Bei den Untersuchungen an Wurzelspitzen liegen auch Angaben von bulbillenbildenden Pflanzen vor mit $2n = 20-30$. Diese Zahlen sind relativ niedrig, auffallenderweise niedriger als die Chromosomenzahlen der meisten Pflanzen, die Blüten oder die Mischform ausbilden. Hier ist jedoch Vorsicht am Platz, da nur zwei Pflanzen getestet worden sind.

Werden die Chromosomenzahlen der beiden Stöcke verglichen, bei denen Auszählungen an Pollenkörnern und Wurzelspitzen gleichzeitig durchgeführt worden sind, fällt auf, dass Pollenkörner rund die Hälfte der Chromosomen aufweisen, die in den Wurzelspitzen festgestellt werden. Es muss in diesen Fällen Pollenkornmeiose stattgefunden haben. Die geringen Unstimmigkeiten und Abweichungen bei den Chromosomenzahlen der einzelnen Pflanze lassen sich teilweise durch Aneuploidie erklären, die bei verschiedenen Autoren angegeben wird und auch nachgewiesen worden ist. Es könnten auch B-Chromosomen vorhanden sein (Bolchowskich 1969). Bei meinen Untersuchungen habe ich Aneuploidie und B-Chromosomen nicht nachweisen können.

6.3. Diskussion

Bulbillen oder Brutknospen sind pseudovivipare Gebilde. Man versteht bei P. alpina unter Pseudoviviparie das Auswachsen der Deckspelzen an Aehrchen zu kleinen Laubblättern, so dass sich der Blütenstand in eine grosse Anzahl vegetativer Sprösschen verwandelt, die sprossbürtige Nebenwurzeln treiben. Bulbillen dienen der vegetativen Vermehrung. Sie sichern an oekologisch extremen Standorten, wo die sexuelle Fortpflanzung ausfällt, die Erhaltung der Art. Wie schon Exo (1916) festgestellt hat, bilden die Bulbillen die Endsprosse der Achsen, an denen die einzelnen Blüten sitzen. Die Bulbillenbildung wurde fälschlicherweise auch "Viviparie" genannt. Arten oder Varietäten, die Bulbillen erzeugen, haben oft den Namen vivipara erhalten, zum Beispiel Poa alpina var. vivipara. Diese Art Proliferation wird auch Vergrünung genannt (Hubbard 1973).

Bis anhin wird meist die Auffassung vertreten, dass Bulbillen nach Bau und Funktion unter vegetativer Fortpflanzung einzureihen sind. Andererseits ist schon früher bei Gräsern die Homologie zwischen Aehrchen und Bulbillen durch vergleichend morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nachgewiesen worden (Zollikofer 1930, Scholander 1934, Nannfeldt 1938).

Die vorliegenden Untersuchungen an Bulbillen haben erstmals gezeigt, dass neben somatischem auch generatives Gewebe ausgebildet werden kann. Antheren mit ausgebildeten, dreikernigen Pollenkörnern und einzelne achtkernige Embryosäcke sind festzustellen. Der Vergleich derselben mit Pollenkörnern und Embryosäcken von chasmogamen Blüten zeigt, dass sie morphologisch gleich gebaut sind. Auch die Pollenkornentwicklung verläuft bei chasmogamen Blüten und Bulbillen in gleichen Schritten. Beim Pollen von chasmogamen Pflanzen und wohl auch bei Pflanzen der Mischform liegt Meiose vor, wie es die Auszählungen der Chromosomen belegen. Die Vermutung, dass auch den Pollenkörnern von bulbillenbildenden Pflanzen eine meiotische Entwicklung zugrunde liegt, ist berechtigt. Nach Hess-Landolt (1967) gibt es allerdings auch unreduzierten Pollen beim Alpenrispengras, der befruchtungsfähig ist. Leider sind bei den Quetschpräparaten nur Prophase- und Mitosestadien zu finden gewesen.

Auch die Embryosackentwicklung bei chasmogamen Blüten und Bulbillen scheint sich in ähnlicher Weise abzuspielen. Da jedoch nur Stadien der Gametogenese vorliegen und jene der Sporogenese vollständig fehlen (Rutishauser 1969), lässt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob es sich bei den Bulbillen um unreduzierte, diploide Embryosäcke handelt. Daher kann auch nicht gesagt werden, nach welchem Schema sich diese Embryosäcke entwickeln. Da bei den chasmogamen Blüten auch nicht eindeutig ist, ob es sexuelle Pflanzen oder Apomikten sind, können keine Interpretationen gemacht werden.

Ob Pollenkörner auskeimen oder Embryosäcke befruchtungsfähig sind und zur Samenbildung gelangen können, die in Bulbillen erzeugt werden, bleibt offen. Vollausgebildete Bulbillen bleiben immer geschlossen. So können sie weder den Pollen ausschütten, noch kann fremder Pollen in die Bulbille zu den Embryosäcken gelangen. Dies wäre nur bei Autogamie möglich, was bei

P. alpina widerlegt ist. Ihrer Funktion entsprechend, dienen Bulbillen vegetativer Vermehrung. Ihrem morphologischen Bau nach würde man sie meiner Ansicht nach besser als Glieder einer evolutiv veränderlichen Entwicklungsreihe bezeichnen (siehe Kapitel Umschläge), bei denen sexuelle Fortpflanzungsorgane vollständig, relikartig oder überhaupt nicht ausgebildet werden. Hunger (1887) meint, dass der Geschlechtsverlust bei der Bulbillenbildung primär, die Sprossung sekundär ist. Meines Erachtens spielen sich die beiden Vorgänge unter keinen Umständen nacheinander, sondern korreliert ab. In dem Masse sich Geschlechtsverlust ereignet, wird die Sprossung aktiviert. Bulbillen, die noch generatives Gewebe enthalten, können als Organe betrachtet werden, bei denen der Geschlechtsverlust nicht vollständig ist. Auch könnten sie als Hinweis dafür angesehen werden, dass sich Bulbillen im Verlaufe grösserer Zeitepochen aus chasmogamen Blüten gebildet haben.

Ueber den Polyploidiegrad der untersuchten Pflanzen kann nichts ausgesagt werden, da bereits die Auszählung der einzelnen Chromosomen recht schwierig gewesen ist. Gleichstrukturierte Chromosomen zu identifizieren, ist bei diesen Präparaten nicht möglich gewesen. Somit kann auch über Aneuploidie und B-Chromosomen nichts Näheres ausgesagt werden.

Die Chromosomenzahlen der Pflanzen aus verschiedenen Gebieten der Schweiz liegen im Bereich von $2n = 14-46$. Sie übersteigen die Angaben Bolchowskichs (1969) leicht, der für Apomikten von Zentraleuropa $2n = 14-35$ angibt. Sie stimmen mit Müntzings Angaben (1940) für Schweizermaterial überein. Er führt für eine sexuelle Sippe $2n = 21-64$, für eine nicht rein sexuelle Sippe $2n = 25-57$ an. Bei meinem untersuchten Material könnten somit etliche rein sexuelle Exemplare dabei sein, da auch Håkanssonss Auszählungen an sexuellem Material aus der Schweiz eine Streuung von $2n = 22$ bis $2n = 31$ aufweisen (1943). Bei keiner Pflanze lässt sich mit Sicherheit sagen, ob sie rein sexuell oder apomiktisch ist.

Die Unterschiede in den Chromosomenzahlen von Pflanzen aus verschiedenen geographischen Regionen der Schweiz scheinen mir zu gering, als dass sich die Theorie Skalińskas (1952) bestätigen liesse. Sie führt spezielle Chromosomenzahlen für verschiedene geographische Regionen auf verschiedenen Bodensubstraten an. Dagegen stimmen meine Angaben mit den ihrigen, die allgemein für die Alpen gelten, gut überein.

Die durchschnittliche Chromosomenzahl von chasmogamen Pflanzen liegt bei $n = 15$ ($2n = 30$), von Pflanzen der Mischform bei $n = 18$ ($2n = 36$). Bei den Untersuchungen von Engelskjøn (1979) an norwegischem Material liegen die Durchschnittswerte beider erwähnter Pflanzentypen bei $2n = 37$. Die Schweizerpflanzen, die untersucht worden sind, weisen zwei Maxima auf und lassen sich daher deutlich gruppieren, während beim norwegischen Material durchschnittlich nur ein Maximum vorhanden ist. Sicher spielt der Zufall bei der Auswahl der Pflanzen eine wichtige Rolle. Zudem stammen die schweizerischen Exemplare, die ich getestet habe, von wenigen meist eng begrenzten Standorten, wogegen die norwegischen Exemplare von sehr vielen unterschiedlichen Standorten kommen.

Interessant ist die Tatsache, dass Pflanzen der Mischform und bulbillenbildende Pflanzen ungefähr gleich hohe Chromosomenzahlen aufweisen. Es ist blütenbiologisch erwiesen, dass diese beiden Formen sich einzig durch geöffnete beziehungsweise geschlossene Blüten unterscheiden und in jedem Falle Bulbillen erzeugen. Die eine Form lässt sich durch den Einfluss geringer Umweltveränderungen, wahrscheinlich rein modifizierend, zur anderen Form umstimmen. Es könnte sich hier sogar um denselben Pflanzentyp handeln, der je nach Standort seine Blüten öffnet oder geschlossen hält.

7. SCHLUSSDISKUSSION

Oekologische Untersuchungen

Bei den Blockverpflanzungsexperimenten im Mattstockgebiet in Amden werden die ausschlaggebenden Faktoren sorgfältig gegeneinander abgewogen und entsprechend akzentuiert. Sie sollen als Versuch zu einer Gesamtsicht verstanden werden.

Verpflanzungen wirken sich auf die einzelnen Phänodeme des Grases unterschiedlich aus. Chasmogame Pflanzen reagieren viel empfindlicher als bulbillenbildende. Bei geringen Veränderungen der Umweltfaktoren, seien sie am neuen Standort günstiger oder ungünstiger, fällt die Reproduktion bei den Chasmogamen mindestens während der folgenden Vegetationsperiode aus. Bei den Bulbillenbildenden tritt dies jedoch nur nach extrem ungünstigen Veränderungen der Umweltfaktoren ein. Werden bulbillenbildende Pflanzen in günstigere Umweltverhältnisse gebracht, so treten mehrfach Mischformen auf, jedoch erst in der zweiten oder dritten Vegetationsperiode nach der Verpflanzung. Dies kommt einem teilweisen Umschlag gleich, wobei die ursprünglich bulbillenbildenden Pflanzen an der Basis der Aehrchen auch Blüten entwickeln, die sich öffnen. Bei rein bulbillenbildenden Pflanzen bleiben solche Blüten geschlossen.

Mischformen entstehen immer in geschützter Lage. An solchen Standorten ist die Temperatur entsprechend höher, was den Vorgang begünstigt. Mischformbildung ist aber nur dann möglich, wenn die Pflanze über ein Erbgut verfügt, das dies erlaubt.

Wie bei anderen Pflanzen wird die Diasporbildung und das vegetative Wachstum durch klimatische Faktoren fördernd oder hemmend beeinflusst. Zusätzlich können Erosion der Bodenoberfläche durch Wasser und Schnee, Zusammensetzung des Bodensubstrates, Hangneigung und Viehtritt eine Beeinträchtigung der Reproduktion und des vegetativen Wachstums auslösen.

Bei diesen Experimenten erweist sich in erster Linie das Alpenrispengras in bulbillenbildender Form als Pionierpflanze, die unter veränderten Umweltverhältnissen, jedoch im angestammten Areal des Mattstockgebietes, weit bessere Ueberlebenschancen hat als die Begleitflora, die mitverpflanz

wird. Bei der Neubesiedlung der Blöcke nach der Verpflanzung ist zu beachten, dass die Arten aus der Umgebung nur allmählich einwandern und in den ersten Jahren eine recht geringe Konkurrenz für das Gras bilden.

Bei weiteren Verpflanzungsexperimenten werden einzelne Grasstöcke beider Phänodeme (bulbillenbildend und chasmogam) vom angestammten Areal am Mattstock in Amden in den Botanischen Garten nach Zürich gebracht. Andererseits werden Pflanzen, die längere Zeit in Kultur im Botanischen Garten gewachsen sind, an ihre ursprünglichen Standorte im Mattstockgebiet zurückverpflanzt. Die Anpassung an das mildere Klima in Kultur bereitet den Pflanzen allgemein mehr Mühe als die Anpassung an die härteren Umweltbedingungen am natürlichen Standort. Wenn sie sich schliesslich an die Gartenverhältnisse gewöhnt haben, ist aber die Reproduktion auffallend hoch. Dies mahnt an eine zu starke Beanspruchung der Reproduktionsfähigkeit der Pflanze, während die Diasporbildung am Wildstandort durch härteres Klima und grössere Konkurrenz in Schach gehalten wird. Härtere Umweltbedingungen entsprechen dem arktisch alpinen Gras besser. Dies ist als Folge natürlicher Selektion anzusehen. Das gemässigte Klima in Zürich wirkt sich jedoch positiv auf die Mischformbildung aus.

Auch bei diesen Verpflanzungen benötigen bulbillenbildende Pflanzen weniger Zeit als chasmogame, bis sie zur Reproduktion gelangen. Da Bulbillen mit Hilfe ihres Chlorophylls Assimilate produzieren und von der Mutterpflanze möglicherweise nur Wasser und Nährsalze beziehen, stehen sie den Samen gegenüber in grossem Vorteil. Die Samen müssen zum grossen Teil von der Mutterpflanze aufgebaut werden, da die Spelzen weniger Assimilate herzustellen vermögen. Dies mag für die bessere Anpassungsfähigkeit bulbillenbildender Pflanzen an veränderte Umweltverhältnisse von entscheidender Bedeutung sein. Zudem können Bulbillen bei jeder Witterung wachsen, während die sexuelle und apomiktische Samenbildung das Blühen der Pflanzen voraussetzt, was nur unter günstigen Witterungsverhältnissen möglich ist.

Bei verpflanzten bulbillenbildenden Stöcken, die die Winterperiode unter Frostentzug im warmen Gewächshaus bei einer Temperatur zwischen 15°C und 20°C verbringen, werden ausschliesslich chasmogame Blüten ausgebildet. Die Pflanzen haben vollständig umgeschlagen. Solche Umschläge hat bereits Schwarzenbach (1956) bei einer grönländischen P. alpina festgestellt.

Chasmogame Blüten und Bulbillen

Bei chasmogamen Blüten liegen monözische oder diözische und proteranderische Tendenzen vor. Windblütige Angiospermen, zu denen das Alpenrispengras gehört, entwickeln häufig sekundär wieder eingeschlechtige Blüten, die Autogamie ausschliessen. Bei P. alpina allerdings liegt auch bei Zwitterblüten keine Selbstbestäubung vor. Diese Ansicht wird belegt durch die Bestäubungsexperimente und die Lage der Staubbeutel, die lang sind und aus den Blüten heraushängen. Für Pionierpflanzen ist Selbstbestäubung und -befruchtung in der Regel vorteilhaft, da sie die einzige Möglichkeit für erfolgreiche sexuelle Fortpflanzung in extremen Lebensräumen darstellen. Das Gras schafft sich mit der vegetativen Fortpflanzung durch Bulbillen eine andere Möglichkeit, an Pionierstandorten erfolgreich zu sein.

Bei vielen Gräsern ist genetische Selbstinkompatibilität beobachtet worden. Es handelt sich um ein homomorph gametophytisches S- oder SZ-Allel-System. S- oder SZ-Allel-Inkompatibilität habe ich für P. alpina nicht beweisen können. Folgende Beobachtungen sprechen jedoch für Selbstinkompatibilität. Die Versuche, die zur Abklärung von Fremdbestäubung bei gedeckten und ungedeckten Rispen durchgeführt worden sind, deuten darauf hin, dass ein solch genetisch gesteuertes System vorliegen könnte. Bei den gedeckten Rispen mit einer Mutter- und einer Vaterpflanze, wobei zwei Rispen von zwei verschiedenen Stöcken zusammengebunden worden sind, ist die Samenproduktion geringer als bei ungedeckten Rispen, bei denen eine Mutterpflanze vorliegt, jedoch mehrere Vaterpflanzen den Pollen für die Samenbildung liefern können. Selbstinkompatibilität könnte die Ursache für die unterschiedlich stark ausgeprägte Samenproduktion sein, die hier auffällt.

Fremdbestäubung mit Samenbildung ist in Kultur sehr häufig. Diese Verhältnisse dürfen jedoch nicht denen gleichgesetzt werden, die an Wildstandorten herrschen. Die Individuenzahl pro Fläche ist im Freien wesentlich geringer als in Kultur. Die angegebenen Zahlen für die Fremdbestäubung dürften deshalb in Wirklichkeit bedeutend tiefer liegen.

Da sich bei chasmogamen Pflanzen pro Aehrchen nur je eine bis zwei Blüten gleichzeitig öffnen und die Rispen von unten nach oben aufblühen, wird nicht aller Pollen zur gleichen Zeit ausgeschüttet. Die Blühphase der

einzelnen Rispen wird verlängert, was sich auf die Bestäubung und Samenbildung im Feld besonders vorteilhaft auswirken kann. Die grosse morphologische Variabilität, die ich bei chasmogamen Pflanzen gefunden habe (Bachmann 1974), beruht sicher zum Teil auf Fremdbestäubung. Dadurch stehen ihnen viele Rekombinationsmöglichkeiten offen, die autogame Pflanzen nur in beschränktem Masse haben.

Dass auch Pionierpflanzen unter klimatischen Extrembedingungen nicht am besten gedeihen, haben die Versuche zur Abklärung der Blüh- beziehungsweise der Bulbillenbildungsphase gezeigt. Zur Bildung von Bulbillen braucht die Pflanze im vorausgehenden Winter niedrige Temperaturen. Dies zeigt sich deutlich am Unterschied zwischen den Pflanzen im Gewächshaus bei 12°C und den im Freiland des Botanischen Gartens gezogenen Pflanzen. Im Mattstockgebiet auf 1000 m ü. M. bis 2000 m ü. M. herrschen allgemein tiefere Wintertemperaturen als im Freiland des Botanischen Gartens. In den Bergen wirkt jedoch über längere Zeit eine dichte Schneedecke schützend und isolierend, die im Versuchsgarten meist vollständig gefehlt hat.

Temperaturerhöhungen (warmes Gewächshaus) in der kalten Jahreszeit hemmen oder verhindern Blüten- und Bulbillenbildung in der darauffolgenden Vegetationsperiode. Auch in diesem Falle zeigen sich chasmogame Pflanzen empfindlicher als bulbillenbildende. Bei andauernd erhöhten Temperaturen, etwa bereits im Schweizer Mittelland, würden mindestens die chasmogamen Pflanzen ihre Reproduktionsmöglichkeit rasch einbüßen. Sie vermöchten dort wohl auf die Dauer kaum zu existieren. Beobachtungen im Feld zeigen, dass lange Trockenperioden eine Beschleunigung der Samen- und Bulbillenbildung bewirken. Bei länger anhaltenden Schlechtwetterperioden im Sommer gelangen die Pflanzen kaum zur Samenbildung, während die Bulbillen trotzdem zu wachsen vermögen. Trockenperioden begünstigen die Samenbildung, indes Feuchtigkeit Bulbillenbildung fördert. Anhaltend schlechtes Wetter beeinträchtigt jedoch Bulbillenbildung.

Die genaue Untersuchung, wie Bulbillen in den Boden wachsen, zeigt, dass klimatische Faktoren und Bodenbeschaffenheit von Bedeutung sind. Pflanzen, die im Freiland überwintern, produzieren in der folgenden Vegetationsperiode nicht nur eine grössere Anzahl Rispen, sondern es neigen sich prozentual

auch mehr dieser Rispen zur Erde, so dass die Bulbillen einwachsen können. Bei der gesamten Versuchsanordnung fällt auf, dass der grössere Teil der Rispen mit ihren Bulbillen einwächst. In niederschlagsreichen, kühlen Sommern bei grosser Feuchtigkeit wachsen Bulbillen sowohl in Kultur als auch an Wildstandorten besser und rascher ein als in trockenen, heissen Sommern. Letztere begünstigen die Samenbildung. Dass die Pflanzen ihren Fortbestand sowohl mit Samen als auch mit Bulbillen sicherzustellen vermögen, erweist sich als äusserst günstig. Lockeres Bodensubstrat eignet sich für das Einwachsen der Bulbillen besser als festgetretener, harter Boden. In der Natur gedeihen die Bulbillen häufig an Wegrändern und in Wegen, vorab an nördlich exponierten, feuchteren Standorten. Da Bulbillen über weniger Reservestoffe verfügen als Samen, sind sie darauf angewiesen, möglichst bald assimilieren zu können. An Wegrändern erhalten sie bedeutend mehr Licht für die Photosynthese als in geschlossenen Pflanzengesellschaften. Daher vermögen sie dort besser zu überleben.

Nach eigenen Beobachtungen funktioniert das An- oder Einwachsen der Bulbillen dann am besten, wenn sich die Rispe zu Boden neigt und den Bulbillen den Kontakt mit der Erde ermöglicht. Es könnte sein, dass diese Berührung einen Reiz auf die Bulbillen ausübt, der sie zu intensiver Adventivwurzelbildung veranlasst. Die Zugkraft der Wurzeln, die bereits in den Boden eingewachsen sind, vermag die Bulbillen von der Mutterpflanze abzulösen, auch wenn die Trennungszone zwischen Bulbille und Rispe schlecht oder überhaupt nicht ausgebildet worden ist (Exo 1916). An Grashalmen, die sich nicht neigen, verdorren die Bulbillen meist. Wann und warum die eine Rispe sich neigen kann, eine zweite an derselben Pflanze dies aber nicht vermag, steht offen.

An den Bulbillen werden sehr häufig Adventivwurzeln gefunden. Anzahl und Länge derselben sind standortabhängig. Feuchte, schattige, nördlich exponierte Standorte begünstigen die Adventivwurzelbildung. Ab und zu sind einzelne Aehrchen mit zwei Bulbillen gefunden worden. Innerhalb einer Rispe kann dies sogar mehrfach beobachtet werden. Vielleicht ist dies nur eine Reaktion auf nährstoffreichen Boden oder klimatische Verhältnisse. Dieses Phänomen kann aber auch genetisch fixiert sein.

Mischformen

Was in der Literatur unter Zwischenformen oder unter den Bezeichnungen Poa alpina f. intermedia und f. semivivipara bereits bekannt ist, habe ich unter Mischformen zusammengefasst, da dieser Begriff umfassender ist. Es sind Pflanzen, die neben Bulbillen Blüten mit Antheren und Gynoeceen an der Aehrchenbasis ausbilden, die sich öffnen und Samen erzeugen können. Sie unterscheiden sich von den rein bulbillenbildenden Pflanzen nur dadurch, dass deren Blüten geschlossen bleiben.

Untersuchungen an bulbillenbildenden Pflanzen von verschiedenen Populationen im Mattstockgebiet haben gezeigt, dass im Juli überall Mischformen mit unterschiedlichem Verlaubungsgrad auftreten. Da die Ausbildung chasmogamer Blüten bei Mischformen von Jahreszeit und Witterung abhängt, erscheinen solche Pflanzen meist als rein bulbillenbildend. Nach den gemachten Beobachtungen bezweifle ich die Existenz rein bulbillenbildender Pflanzen etwas. Da solche Gräser nur recht kurz blühen, sind sie in der übrigen Zeit rein bulbillenbildend.

Bei drei Stöcken in Kultur, die von verschiedenen Wildstandorten stammen, bildet sich je an einer Rispen Spitze eine einzelne Bulbille neben vielen chasmogamen Blüten aus. Es ist unklar, wie solche Bulbillen entstehen können (siehe Kapitel Umschläge). Es handelt sich um einen extremen Mischformtyp. Solche Einzelbulbillen sowie auch Samen, die von Pflanzen mit starkem Verlaubungsgrad stammen, lassen sich nur schwer züchten. Ihre Ueberlebenschance ist gering, da sie wohl über wenig Resistenz verfügen. Da bei mehreren Pflanzen eine solche Einzelbulbille beobachtet worden ist, muss es sich wohl um eine Erscheinung handeln, die sich in der Natur ab und zu wiederholt. Samentragende Rassen lassen sich somit nicht in jedem Falle rein weiterzüchten, wie dies bis anhin behauptet wird.

An Wildstandorten werden auch Pflanzen gefunden, die sehr starke Verlaubung aufweisen, also viele Bulbillen erzeugen, jedoch nur vereinzelt chasmogame Blüten pro Rispe entwickeln. Hierbei handelt es sich um einen weiteren extremen Typ der Mischform.

Sicher spielen klimatische Faktoren bei der Bildung der Mischform eine wichtige Rolle. Experimente zeigen, dass erhöhte Temperatur über 15°C im Winter

die Ausbildung chasmogamer Blüten im folgenden Sommer in Kultur und an Wildstandorten hemmt oder ganz verhindert. Frosteinwirkung im Winter fördert dagegen die Bulbillenbildung in der folgenden Vegetationsperiode. Meines Erachtens muss es eine ideale Wintertemperatur geben, die der Pflanze im folgenden Sommer ermöglicht, gleichzeitig Bulbillen und chasmogame Blüten zu bilden. Der Faktor Licht wird vorerst noch nicht berücksichtigt.

Daneben ist der Genotyp der einzelnen Pflanze ebenso ausschlaggebend. Dies wird durch die Züchtungsversuche mit Nachkommen deutlich, deren Mutterpflanze aus einer vereinzelt gewachsenen Bulbille an einem Rispenende gewachsen ist. Bei den Nachkommen verstärkt sich die Bulbillenbildungstendenz mit jeder neuen Generation. Die Streuung der Bulbillenzahl innerhalb der Rispen einer Pflanze ist gross. Die Pflanzen, die von Samen solcher Mutterpflanzen abstammen, besitzen die Bulbillenbildungstendenz in abgeschwächter Form. Nur bei einem Nachkommen wird eine einzelne Bulbille ausgebildet. Wie die Versuchsergebnisse zeigen, handelt es sich hier offensichtlich um ein kompliziertes Vererbungsmuster. Es erweckt den Eindruck, die Bulbillenbildung könnte im ersten Falle unregelmässig dominant, im zweiten Falle unregelmässig rezessiv gesteuert sein.

Bulbillenbildungstendenz und Tendenz zur Entwicklung chasmogamer Blüten sind bei den Mischformen meiner Ansicht nach korreliert. Sie sind sozusagen indirekt proportional. Mit der Zunahme der Anzahl ausgebildeter Bulbillen geht die Anzahl chasmogamer Blüten pro Rispe automatisch zurück, da die Anzahl der Blüten pro Aehrchen konstant bleibt, das heisst, an Stelle von Blüten treten in solchen Fällen eine bis zwei Bulbillen.

Da bei den verschiedenen Mischformen unterschiedlich stark ausgeprägte Bulbillenbildung gefunden worden ist, lässt sich eine Entwicklungsreihe erstellen. An den beiden Enden wird sie durch phänotypisch reine Formen (rein bulbillenbildend oder rein chasmogam) abgeschlossen. Genotypisch scheinen sie jedoch nicht in jedem Falle auf Bulbillenbildung oder Chasmogamie fixiert zu sein. Der unterschiedliche Verlaubungsgrad lässt sich bei sexuellen Mischformen durch veränderte Erbgutkombination erklären. Bei den apomiktischen Mischformen, wo Pseudogamie vorliegt, sind die genetischen Hemmer oder Verstärker der Bulbillenbildung nicht geklärt, da nur Befruchtung des Endosperms vorliegt.

Bei Untersuchungen an Mischformen sind Uebergangsstadien gefunden worden, die bis anhin nirgends beschrieben worden sind. Es handelt sich um Blüten, die Antheren und Gynoecien enthalten, normal entwickelte Vorspelzen aufweisen, deren Deckspelzen jedoch zu verschieden langen Bulbillenblättern ausgewachsen sind. Solche Uebergangsstadien treten nur bei Mischformen auf, bei einzelnen Rispen sogar gehäuft. In Gebieten, wo die Pflanzendecke durch Erosion intensiv verändert wird, kommen interessanterweise solche Stadien häufiger vor als in anderen. Diese Blüten vermögen keine Samen auszubilden, da sie wie Bulbillen geschlossen bleiben. Sie entwickeln sich aber auch nicht zu funktionsfähigen Bulbillen, die einzuwachsen vermöchten. Solche Stadien sind wohl evolutive Sackgassen in der Fortpflanzung. Der Entwicklungsvorgang ist bei ihnen scheinbar gestört. Die Homologie von Bulbillen und Aehrchen mit chasmogamen Blüten dürfte damit eine weitere Bestätigung erfahren. (Diese Stadien entsprechen eventuell Bulbillen mit gen. Gewebe).

Umschläge

Wie experimentell erwiesen (Schwarzenbach 1956), vermögen rein vivipare Pflanzen unter dem Einfluss des jahresezeitlichen Temperatur- und Lichtwechsels vollständig zur Blütenbildung umzuschlagen. Meine Versuche zeigen, dass es auch mit Pflanzen der Schweiz gelingt, sie zur Blütenbildung umzustimmen, wenn sie den Winter im warmen Gewächshaus bei einer Temperatur von 15°C bis 20°C verbringen. Wenn jedoch eine kurze Frosteinwirkung vorausgehend stattgefunden hat, schlagen die Pflanzen unter den gleichen Bedingungen nicht um. Bei einer Temperatur um 12°C und gleichbleibender Belichtungszeit bleiben alle Pflanzen steril. Versuchsserien in Büro und Phytotron zeigen, dass Pflanzen bei konstanter Temperatur schlechter gedeihen als bei periodischem Wechsel derselben im Tag-Nacht-Rhythmus. Der Wechsel von relativ kühlen Dunkelperioden und relativ warmen Photo-perioden erweist sich als gute Kombination. Er entspricht den natürlichen Bedingungen in unseren Breiten. Es scheint, dass solche tagesperiodisch sich verändernde Temperaturoptima beim Alpenrispengras sich im endogenen Rhythmus manifestieren, gesteuert von der physiologischen Uhr. Bei Artverwandten der Arktis müsste demnach ein etwas veränderter endogener Rhythmus vorkommen.

Wie vermutet, gehört P. alpina zu den Langtagpflanzen. Bei allen Versuchsserien, wo neben erhöhten Temperatureinflüssen 12 Stunden und länger pro Tag belichtet worden ist, gelangen die Pflanzen zum Teil in derselben Wintervegetationsperiode zur Reproduktion. Chasmogame bilden Blüten aus, Bulbillenbildende können wieder Bulbillen bilden oder umschlagen und abschliesslich chasmogame Blüten erzeugen, wie oben beschrieben worden ist. Unter dem Einfluss des Aussenlichtes im Winter, wenn also Kurztagbedingungen herrschen, gelangt trotz erhöhter Temperatur keine einzige Pflanze zur Diasporbildung. In langen, ungestörten Nächten wird bekanntlich kein Blühormon gebildet. Werden jedoch ausgeprägte Langtagbedingungen mit Belichtungszeiten bis zu 24 Stunden pro Tag geschaffen, ist keine Reproduktion mehr festzustellen. Dies lässt wohl auf eine Anpassung des Grases an die Lichtverhältnisse in gemässigten Zonen schliessen. Eventuell ist bei diesen Versuchen die vorausgehende Frosteinwirkung auch zu kurz gewesen. Licht scheint auf jeden Fall der Faktor zu sein, der den Blüh- und Bulbillenbildungsprozess induziert. Er wird jedoch durch die Temperatur gesteuert.

Bis anhin liegen in der Literatur nur Vermutungen über totale Umschläge von chasmogam nach bulbillenbildend vor. Bei der Grialetschpopulation sind solche Umschläge von Blüten- zu Bulbillenbildung massenhaft aufgetreten. Die Pflanzen, die aus diesen Bulbillen wachsen, erzeugen nur chasmogame Blüten wie die Mutterpflanze vor dem Umschlag. Ob der Verpflanzungsschock oder die Schlechtwetterperiode mit der Einwirkung von grosser Feuchtigkeit oder die Kombination beider Erscheinungen für den einmaligen Umschlag massgebend sind, steht offen. Bei einem einzigen Nachkommen dieser Bulbillen ist nochmals ein Umschlag zu vermerken. Aus einer solchen Bulbille ist eine Pflanze gewachsen, die Samen ausgebildet hat. Aus diesen Samen sind wieder junge Pflanzen gezüchtet worden. Neben mehreren rein chasmogamen Pflanzen bilden sich bei einem Stock an zwei Rispen neben chasmogamen Blüten erneut mehrere Bulbillen aus. Dieses Phänomen tritt bei Mischformen mehrmals auf. Ein schockartiger Auslöser kann hier nicht festgestellt werden. Der Verdacht auf relativ einfache genetische Steuerung liegt nahe.

In der Diskussion des Kapitels Umschläge liegt ein Interpretationsversuch vor, den ich hier nicht wiederhole. Wichtig erscheint mir die Erkenntnis,

dass Umschläge nicht nur durch modifizierende Auslöser (Veränderung der Faktoren, Schockwirkungen und andere Einflüsse) erklärt werden dürfen, aber auch nicht ausschliesslich genetisch gesteuert sind. Es muss sich hier wohl um ein äusserst kompliziertes Wechselspiel zwischen modifizierend wirkenden Umweltfaktoren einerseits und genetischer Kompetenz der Pflanze anderseits handeln, wobei sogenannte Regulatorgene eine wichtige Rolle spielen.

Zytologisch-embryologische Untersuchungen

Bulbillen oder Brutknospen sind pseudovivipare Gebilde. Die Deckspelzen der Aehrchen entwickeln sich zu kleinen Laubblättern. Bei P. alpina wachsen die jungen Sprösschen mit den Adventivwurzeln in die Erde ein und dienen nur vegetativer Vermehrung. An oekologisch extremen Standorten, wo die sexuelle Fortpflanzung ausfällt, sichern sie die Erhaltung der Art.

Vorliegende Untersuchungen geben Aufschluss über die Struktur der Bulbillen. Neben somatischem weisen sie oft auch generatives Gewebe auf. Diese letztere Beobachtung ist neu. Es ist bis jetzt nichts darüber bekannt. Es sind dreikernige Pollenkörner und achtkernige Embryosäcke gefunden worden. Morphologisch stimmen sie mit den Pollenkörnern und Embryosäcken in chasmogamen Blüten überein. Beim Pollen chasmogamer Blüten und wohl auch beim Pollen der Mischform liegt Meiose vor, die durch Chromosomenauszählungen belegt werden kann. Meiose bei Pollenkörnern des Alpenrispengrases braucht jedoch nicht obligat zu sein, da auch unreduzierter Pollen vorkommen kann (Hess-Landolt 1967). Bei bulbillenbildenden Pflanzen fehlen die Untersuchungen an Pollenkörnern. Auch die Embryosackentwicklung scheint sich bei Blüten und Bulbillen in ähnlicher Weise abzuspielen. Da die Stadien der Sporogenese (im Sinne von Rutishauser 1969) fehlen, kann nicht sicher gesagt werden, ob bei Bulbillen unreduzierte diploide Embryosäcke vorliegen, wie dies bei Apomikten der Fall ist.

Auch Bulbillen mit generativem Gewebe dienen einzig der vegetativen Vermehrung, da sie sich nicht öffnen und auch in keinem Fall Embryo- oder Endospermentwicklung beobachtet worden ist. Morphologisch gesehen würde man Bulbillen aber besser als Glieder einer evolutiv veränderlichen Entwicklungsreihe bezeichnen, bei denen sexuelle Fortpflanzungsorgane vollständig,

reliktartig oder überhaupt nicht ausgebildet werden (siehe auch Kapitel Mischformen). Bei den Einzelbulbillen an chasmogamen Pflanzen könnte es sich vielleicht um solche handeln, die noch generatives Gewebe enthalten. Weil auch generatives Gewebe vorliegt, könnten die Bulbillen weniger resistent sein. Im gleichen Masse, wie der Geschlechtsverlust eintritt, wird allgemein auch die vegetative Sprossung aktiviert. Bulbillen, bei denen der Geschlechtsverlust vollständig ist, könnten als Hinweis dienen, dass sich Bulbillen im Verlaufe grösserer Zeitepochen aus chasmogamen Blüten gebildet haben. Dies würde mit der Hypothese, die mehrfach in der Literatur angeführt wird, teilweise übereinstimmen. Danach sind die sexuellen Sippen ursprünglich, aus denen sich die Apomikten allmählich entwickelt haben.

Bei Pflanzen aus der Schweiz, deren Chromosomen gezählt worden sind, kann nirgends mit Sicherheit gesagt werden, ob sie rein sexuell oder apomiktisch sind, da gleichstrukturierte Chromosomen in den Präparaten nicht identifiziert werden können. Die Zahlen liegen im Bereich von $2n = 14$ bis 46. Sie stimmen mit den Chromosomenzahlen gut überein, die für anderes Schweizermaterial in der Literatur vorliegen, übersteigen im Durchschnitt jedoch jene leicht, die für Zentraleuropa (incl. Schweiz) gemacht worden sind. Sie decken sich ebenfalls mit den Chromosomenzahlen, die für die Alpen angeführt werden.

Nennenswert erscheint mir die deutliche Gruppierung, die anhand des untersuchten Materials gemacht werden kann. Bei chasmogamen Pflanzen liegt der Durchschnittswert bei $n = 15$ ($2n = 30$), bei Pflanzen der Mischformen bei $n = 18$ ($2n = 36$). Engelskjøn (1979) hat hierzu an getestetem Material in ganz Norwegen einen Durchschnittswert von $2n = 37$ gefunden. Bulbillenbildende und chasmogame Pflanzen unterscheiden sich nach seinen Auszählungen nicht.

Es fällt auf, dass Pflanzen der Mischform und bulbillenbildende Pflanzen ungefähr gleich hohe Chromosomenzahlen aufweisen. Blütenbiologische Untersuchungen haben gezeigt, dass sie gleich aufgebaut sind. Sie unterscheiden sich einzig durch geöffnete beziehungsweise geschlossene Blüten. Es könnte sich hier durchaus um denselben Zytotyp von Pflanzen handeln. Je nach klimatischer Beeinflussung öffnen sich die Blüten oder bleiben geschlossen.

Abschliessend möchte ich die Auffassung, die eine systematische Unterteilung von P. alpina der zytologischen Befunde wegen als nicht sinnvoll erachtet (Hess-Landolt 1967), teilen und die Begründung erweitern. Anhand der vorliegenden Arbeit hat es sich in vielen Belangen gezeigt, dass sich die einzelnen Phänodeme nicht sauber gegeneinander abgrenzen lassen. Die Uebergänge von chasmogamen Pflanzen zu Mischformen und schliesslich zu rein bulbillenbildenden Pflanzen sind fliessend. Die vollständigen Umschläge in beiden Richtungen verdeutlichen dies in recht einleuchtender Weise.

8. ZUSAMMENFASSUNG

Verpflanzungsexperimente in verschiedenen Kombinationen am Mattstock in Am- den und zwischen Mattstock und Botanischem Garten in Zürich geben einige Aufschlüsse über die phänotypische Plastizität von P. alpina. Die Diaspor- bildung und das vegetative Wachstum werden durch klimatische Faktoren, Ero- sion, Bodenstruktur und Viehtritt hemmend oder fördernd beeinflusst.

Chasmogame Pflanzen reagieren in allen Fällen empfindlicher als bulbillen- bildende, vor allem was die Reproduktion betrifft.

Die Bulbillenbildenden erweisen sich als ausgeprägte Pionierpflanzen. Sie haben nach Verpflanzungen innerhalb des angestammten Areals weit bessere Ueberlebenschancen als die Begleitflora, die mitverpflanzt wird. Die Arten, die nach der Verpflanzung in die Blöcke einwandern, bilden in den ersten Jahren eine geringe Konkurrenz.

Mischformen werden in geschützten Lagen ausgebildet. Das gemässigte Klima in Kultur wirkt sich auch positiv auf die Mischformbildung aus.

Die Anpassung an das mildere Klima in Kultur bereitet dem arktisch alpinen Gras allgemein mehr Mühe als die Anpassung an die härteren Umweltbedingun- gen am natürlichen Standort.

Untersuchungen an Blüten weisen auf monözische oder diözische und proterand- rische Tendenzen hin. Beim Alpenrispengras liegt hauptsächlich Fremdbestäu- bung vor. Der Samenansatz bei Fremdbestäubung ist in Wirklichkeit niedriger, als die vorliegenden Zahlenwerte aus Experimenten im Botanischen Garten an- geben, da die Individuenzahl pro Fläche im Feld bedeutend geringer ist als in Kultur. Temperaturerhöhungen in der kalten Jahreszeit hemmen oder ver- hindern Blüten- beziehungsweise Bulbillenbildung in der darauffolgenden Vegetationsperiode, wobei sich chasmogame Pflanzen empfindlicher zeigen als bulbillenbildende.

Beobachtungen an Wildstandorten ergeben, dass Trockenperioden die Samenbil- dung begünstigen, während Feuchtigkeit Bulbillenbildung fördert. Lockeres Bodensubstrat und grosse Feuchtigkeit am Standort erleichtern das Einwach- sen der Bulbillen. Der Einwachungsmechanismus hängt ferner von der Ad-

ventiwurzelbildung, von der ausgebildeten Trennungszone zwischen Bulbille und Rispenachse und von der Neigung der Rispe ab. Zu welchem Zeitpunkt und aus welcher Ursache sich eine Rispe zu Boden neigt, ist ungeklärt. Adventivwurzeln sind zahlreich bei Pflanzen an feuchten, schattigen, nördlich exponierten Standorten und sind in solchen Fällen gut ausgebildet.

Die Ausbildung chasmogamer Blüten an Mischformen ist abhängig von Jahreszeit, Witterung (vor allem Temperatur) und der genetischen Konstellation. Samentragende Rassen bilden vereinzelt Bulbillen aus, die weitergezüchtet werden, deren Resistenz jedoch gering ist. Die Bulbillenbildungstendenz verstärkt sich bei diesen Nachkommen mit jeder neuen Generation. Pflanzen, die aus Samen solcher Rassen gewachsen sind, zeigen dagegen die Bulbillenbildungstendenz in abgeschwächter Form. Die Streuung der Bulbillenzahl pro Rispe ist gross. Mischformen weisen recht unterschiedlich ausgeprägte Bulbillenbildung auf. An den beiden Enden dieser Entwicklungsreihe stehen phänotypisch rein chasmogame beziehungsweise rein bulbillenbildende Pflanzen.

An Mischformen werden Blüten festgestellt, die Antheren und Gynoeceen enthalten, normal entwickelte Vorspelzen aufweisen, deren Decksfelzen jedoch zu Bulbillenblättern ausgewachsen sind. Diese Blüten sind erstmals beobachtet worden. Sie werden als Uebergangsstadien bezeichnet.

Nach vorangehendem Frostentzug produzieren bulbillenbildende Pflanzen in der folgenden Vegetationsperiode unter Einwirkung von Langtagbedingungen nur chasmogame Blüten. Bei allen anderen Kombinationen von Temperatur und Photoperiode (Frostentzug-Kurztag, Frosteinwirkung-Lang- oder Kurztag u.a.) schlagen die Pflanzen nicht um.

Chasmogame Pflanzen der Grialetschpopulation schlagen nach der Verpflanzung und einer längeren Schlechtwetterperiode in entgegengesetzter Richtung um und bilden viele Bulbillen aus. In der folgenden Vegetationsperiode sind sie phänotypisch wieder rein chasmogam. Die Nachkommen, die aus solchen Bulbillen wachsen, sind chasmogam mit Ausnahme einer Pflanze, die neben chasmogamen Blüten einzelne Bulbillen erzeugt. Solche Umschläge sind erstmals festgestellt worden.

Die morphologischen Untersuchungen an Bulbillen zeigen, dass sie neben somatischem auch generatives Gewebe enthalten. Letzteres ist bis anhin nicht bekannt. Bei Bulbillen und chasmogamen Blüten sind die Pollenkörner und Embryosäcke morphologisch-anatomisch nicht zu unterscheiden. Es werden dreikernige Pollenkörner und achtkernige Embryosäcke miteinander verglichen.

Die Chromosomenzahlen von verschiedenem Schweizermaterial variieren von $2n = 14 - 46$. Der Durchschnitt der Chromosomenzahlen von Pollenkörnern chasmogamer Pflanzen liegt bei $n = 15$, derjenige der Mischformen bei $n = 18$. In keinem Falle kann zwischen sexuellen Pflanzen und Apomikten unterschieden werden, da Meiosestadien der EMZ und Befruchtungsvorgänge der Embryosäcke fehlen.

9. LITERATURVERZEICHNIS

- Åkerberg, E. 1939. Apomictic and sexual seed formation in *Poa pratensis*. *Hereditas* 25, 359-370.
- 1942. Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrid with *Poa alpina*. *Hereditas* 28, 1-126.
- 1943. Further studies of the embryo and endosperm development in *Poa pratensis*. *Hereditas* 29, 199-201.
- and Binge-fors S. 1953. Progeny studies in the hybrid *Poa pratensis* x *Poa alpina*. *Hereditas* 39, 125-136.
- Bachmann, M. 1974. Populationsstudien bei *Poa alpina* L. Bibliothek der Bot. Inst., Universität Zürich.
- Battaglia, E. 1963. Apomixis. Recent Advances in the Embryology of Angiosperms. *Phytomorphology* 8, 221-264.
- 1971. Apomixis. *Caryologia* 24, 403-420.
- Becherer, A. 1932. Zur Kenntnis des Formenkreises von *Poa alpina* S.A. *Naturforsch. Ges. Basel* 44 I, 325-335.
- Beddows, A.R. 1931. Selbst- und Fremdbestäubung. *Bull. Welsh Pl. Breed Stn., Aberystwyth*, Heft 12.
- Bolchowskich, S.W. 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Academy of Sciences of USSR, Komarov Botanical Institute.
- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie*, 3. Aufl. Springer Verlag, Wien, New York.
- Brewbaker, F. 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. *Amer. J. Bot.* 56, 1069-1083.
- Briggs, D., Walters, M. 1969. *Die Abstammung der Pflanzen*. Kindler Verlag GmbH, München.
- Brunkener, L. 1975. Beiträge zur Kenntnis der frühen Mikrosporangienentwicklung der Angiospermen. *Svensk Bot. Tidskr.* 69, 1-27.
- Chrtěk, J. & Jirásek, V. 1964. Posnámky k taxonomii některých druhů rodu *Poa* L. v. Tatrách. Bemerkungen zur Taxonomie einiger Arten der Gattung *Poa* L. des Tatra-Gebirges. *Biologie*, Bratislava, 19, 493-498.
- Clausen, J. 1961. Introgression facilitated by apomixis in polyploid poas. *Euphytica* 10, 87-94.
- Darlington, C.D., La Cour, L.F. 1963. *Methoden der Chromosomenuntersuchung*. Franck'sche Verlags-Buchhandlung, W. Keller & Co., Stuttgart.
- Darwin, Ch. 1972. *Ausgewählte Schriften*. Wilhelm Goldmann Verlag, München.
- Davis, G.L. 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms*. J. Wiley & Sons, Inc., New York, London, Sydney.
- Davis, P.H. & Heywood, V.H. 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Oliver and Boyd Ltd., Edinburgh, London.

- Ehrendorfer, F. (ed.) 1973. Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Engelskjøn, T. 1979. Chromosome numbers in vascular plants from Norway, including Svalbard. Op. Bot. Soc. Bot. Lund. 52, 7-8.
- Engler, A. 1964. Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. 2, 12. Aufl. Gebr. Borntraeger, Berlin - Nikolassee.
- Ernst, A. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Exo, A. 1916. *Poa alpina* und die Erscheinung der Viviparie bei ihr. Diss. Bonn.
- Fagerlind, F. 1944 b. Der Zusammenhang zwischen Perennität, Apomixis und Polyploidie. Hereditas 30, 179-200.
- Favarger, C. 1959. Notes de caryologie alpine. III. Bul. Soc. Neuchâtel Sc. Nat. 82, 255-285.
- 1962. Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. Colloque sur Caryosystématique et la Taxonomie expérimentale. Rev. de Cytol. Biol. Vég. XXV 3-4, 397-410.
- Fišerová, D. 1974. The *Poa alpina* L. Complex in Bulgaria. Preslia, Praha 46 213-224.
- 1977. Variability in the hairiness of lemma and palea in European populations of *Poa alpina* subsp. *alpina*. Preslia, Praha 49, 115-120.
- Georgieff, G. & Nicoloff H. 1959. Embryologische Untersuchungen an nicht viviparen Aehrchen von *Poa bulbosa* L. var. *vivipara*. Koel. Sci. Works High. Agric. Inst. 7, 196-207.
- Grant, V. 1963. The origin of adaptations. Columbia University Press, New York and London.
- 1975. Genetics of flowering plants. Columbia University Press. New York and London.
- Gustafsson, Å. 1946/47. Apomixis in higher plants. Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. 2, 42, 1-66, 43, 71-178, 183-370.
- Haccius, B. 1971. Zur derzeitigen Situation der Angiospermen-Embryologie. Bot. Jahrb. Syst. 91, 309-329.
- Hagerup, O. 1932. Ueber Polyploidie in Beziehung zum Klima. Hereditas 16, 19-40.
- Håkansson, A. 1943. Die Entwicklung des Embryosacks und die Befruchtung bei *Poa alpina*. Hereditas 29, 25-61.
- 1944. Ergänzende Beiträge zur Embryologie von *Poa alpina*. Bot. Not. Lund, 299-311.
 - 1948. Embryology of *Poa alpina* plants with accessory chromosomes. Hereditas 34, 233-247.
 - 1954. Transmission of accessory chromosomes in *Poa alpina*. Hereditas 40, 523-526.

- Håkansson A. and Ellerström S. 1950. Seed development after reciprocal crosses between diploid and tetraploid rye. *Hereditas* 36, 256-296.
- Hartmann, H. 1955. Studium über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. Diss. Ber. der Naturf. Ges. Graub., Bd. LXXXVI, 1-169.
- Hegi, G. 1936. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 1, 2. Aufl., J.F. Lehmann, München.
- Herb, R. 1962. Geologie von Amden. Stämpfli & Cie., Bern.
- Heslop-Harrison, J. 1971. Pollen: Development and Physiology. Butterworths London.
- 1972. Sexuality of Angiosperms. In: F.C. Steward (ed.). Plant physiology. A treatise VI C, 133-289. Academic Press, New York, London.
- Hess H.E., Landolt E., Hirzel R. 1967. Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Bd. 1: Pteridophyta bis Caryophyllaceae. Birkhäuser Verlag Basel.
- Hiesy, W.M. 1953. Growth and development of species and hybrids of *Poa* under controlled temperatures. *Amer. J. Bot.* 40, 205-221.
- Hubbard, C.E. 1973. Gräser. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Hunger, E. 1887. Ueber einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben. Diss. Rostock.
- Klapp, E. 1974. Taschenbuch der Gräser. 10. Aufl. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- Krucker, H. 1919. Die Amdener Landschaft und ihre Kultur. Fehr'sche Buchhandlung St. Gallen.
- Maheshwari, P. (ed.) 1963. Recent advances in the embryology of Angiosperms. Internat. Soc. Plant Morphologists, Univ. of Delhi.
- Milinkovic, V. 1957. Accessory chromosomes in the roots of *Poa alpina*. *Hereditas* 43, 583-588.
- Moore, D.M. and Doggett M.C. 1976. Pseudovivipary in Fuegian and Falkland Islands Grasses. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 43, 103-110.
- Müntzing, A. 1933. Apomictic and sexual seed formation in *Poa*. *Hereditas* 17, 131-154.
- 1940. Further studies on apomixis and sexuality in *Poa*. *Hereditas* 26, 115-190.
- 1946. Different chromosome numbers in root tips and pollen mother cells in a sexual strain of *Poa alpina*. *Hereditas* 34, 127-129.
- 1954. The cytological basis of polymorphism in *Poa alpina*. *Hereditas* 40, 459-516.
- & Nygren A. 1955. A new diploid variety of *Poa alpina* with two accessory chromosomes at meiosis. *Hereditas* 41, 405-422.
- Nannfeldt, J.A. 1935. Taxonomical and plant geographical studies in *Poa laxa* group. *Symb. Bot. Upsal.* 5, 1-113.
- Nogler, G.A. 1978. Zur Zytogenetik der Apomixis bei *Ranunculus auricomus*. Habilitationsschrift, ETH Zürich.

- Nygren, A. 1949 b. Studies on vivipary in the genus *Deschampsia*. *Hereditas* 35, 27-32.
- 1950 a. Cytological und embryological studies in arctic poae. *Smb. Bot. Upsal.* 10 (4), 1-64.
 - 1954 a. Apomixis in the angiosperms. II. *Bot. Rev.* 20 (10), 577-649.
 - 1967. Apomixis in the Angiosperms. *Hdb. d. Pfl.physiologie*, hg. v. W. Ruhland, Bd. XVIII, 551-596.
 - and Almgård G. 1962. On the experimental control of vivipary in *Poa*. *Kungl. Lantbr. Annaler* 28, 27-36.
- Rieger, A., Michaelis A., Green M.M. 1968. *A Glossary of Genetics and Cyto-genetics*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Rutishauser, A. 1960. Untersuchungen über die Evolution pseudogamer Arten. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 70, 113-125.
- 1967. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. *Protoplastmatologia VI/F/3.V*, Springer Verlag, Wien, New York.
 - 1969. Die embryologischen und cytogenetischen Grundlagen der Sameninkompatibilität. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 79, 5-48.
 - 1969. Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Springer Verlag, Wien, New York.
- Schnarf, K. 1931. *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*. Gebr. Borntraeger, Berlin - Nikolassee.
- Schroeter, C. 1926. *Das Pflanzenleben der Alpen*. 2. Aufl. Verlag A. Raustein, Zürich.
- Schuster, J. 1909. Ueber die Morphologie der Grasblüte. *Diss. München*.
- Schwarzenbach, F.H. 1956. Die Beeinflussung der Viviparie bei einer grönländischen Rasse von *Poa alpina* L. durch den jahreszeitlichen Licht- und Temperaturwechsel. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 66, 204-223.
- Schuster, J. 1910. Ueber die Morphologie der Grasblüte. *Flora* 100, 213-266.
- Skalińska, M. 195 . Cyto-ecological studies in *Poa alpina* L. var. *vivipara* L. *Bull. Acad. Pol. Sci. et Lett., Sci. Math. et Nat.B. Sci.Nat.*(1), 253-283.
- 1954. The origin of *Poa granitica* Braun-Bl. and related viviparous forms occuring edemically in the Tatra Mts. VIII. Congr. Int. Bot. Rapp. et Comm. 9 & 10, 85-87.
 - 1955. *Poa nobilis* n. sp., a new viviparous species of th High Tatra. *Acta Soc. Bot. Pol.* 24, 749-761.
- Stebbins, G.L. 1968. *Evolutionsprozesse*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Turesson, G. 1927. Contributions to the genecology of glacial relicts. *Hereditas* 9, 81-101.
- Van der Veen A., Meijer G. 1958. *Licht und Pflanzen*. Philips Technische Bibliothek, Hamburg.
- Winkler, H. 1908. Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. *Progr. Rei Bot.* 2, 293-454.

- Zollikofer, C. 1930. Zur Fortpflanzung von *Poa alpina* L. Jahrb. der St. Gall. Naturw. Ges. 65, 99-117.
- 1937. Die Entwicklung von *Poa alpina* unter der Einwirkung von Follikelhormon. Schweiz. Naturforsch. Ges. 118, 148-149.
 - 1939. Der Einfluss tierischer Hormone auf Pflanzen. Schweiz. Bot. Ges. 49, 427-428.

CURRICULUM VITAE

von Maria Apollonia Bachmann, geboren am 7. September 1936 in Amden SG,
Bürgerin von Amden SG

- 1943 - 1949 Primarschule
- 1949 - 1952 Sekundarschule
- 1952 - 1956 Zugerisches Primarlehrerinnenseminar Menzingen
- 1956 Zugerisches und St. Gallisches Primarlehrpatent
- 1956 - 1962 Primarlehrerin auf verschiedenen Schulstufen, drei Jahre in
der Schulgemeinde Wartau SG
- 1962 - 1964 St. Gallische Sekundarlehramtsschule in St. Gallen
- 1964 St. Gallisches Sekundarlehrpatent der mathematisch-naturwis-
senschaftlichen Richtung
- 1964 - 1970 Sekundarlehrerin in St. Gallen
- 1970 - 1974 Studium an der Philosophischen Fakultät II der Universität
Zürich mit dem Hauptfach Systematische Botanik
- 1971 1. Vordiplom in Chemie und Mathematik
- 1972 2. Vordiplom in Anatomie, Anthropologie und Zoologie
- 1974 Diplom in Botanik und Zoologie,
Diplomarbeit: "Populationsstudien bei Poa alpina L."
unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook
- 1975 - 1979 Arbeit an der Dissertation unter der Leitung von Herrn
Prof. Dr. C.D.K. Cook,
Lehrtätigkeit am Zugerischen Primarlehrerinnenseminar Menzingen
- 1976 Diplom für das höhere Lehramt

Während des Studiums besuchte ich Vorlesungen, Kurse und Praktika bei folgen-
den Dozenten:

R. Bachofen, J. Biegert, K. Biener, H. Burla, P.S. Chen, R. Corboz, H.R. Chri-
sten, C.D.K. Cook, B. Eller, P. Endress, C.H. Eugster, A. Gigon, M. Greuter,
E. Hadorn, H. Hediger, H.R. Hediger, H. Herzka, H.R. Hohl, R. Hunsperger,
E. Jungen-Hauschteck, F. Klötzli, St. Kubik, H. Kummer, E. Kuhn-Schnyder,
E. Landolt, J. de Mendoza-Heuer, R. Nöthiger, P. Nüesch, H.R. Oswald, D. Rast,
O. Rohweder, H. Schaeppi, J. Schlittler, W. Schmid, B. Stüssi, H. Wanner,
B.L. van der Waerden, R. Wehner, K. Widmer, O. Woodtli, A. Wyler, V. Ziswiler

